





Scudder, Sam. Hubb. A Review of mesozoic Cockroaches. In: Mem. Bost. Soc. V. III. Nr. 13. 1886. S. 439—485. Taf. 46—48.
— Systematic review of our present knowledge of fossil Insects. In: Bull. U. S. Geol. Surv. Nr. 31. 1886. 128 S.
— The fossil Butterflies of Florissant. In: 8. Ann. Rep. U. S. Geol. Surv. Washingt. 1889. S. 439—472. T. 52—53.
— The Tertiary Insects of North-America. In: Rep. U. S. Geol. Survey of the Territories. V. XIII. 1890. 734 S. 28 Taf.
— Physiognomy of the American tertiary Hemiptera. In: Proc. Bost. Soc. N. H. V. 24. S. 562—579. 1890.
— The Fossil Insects of North-America, with notes on some European species. 2 Vol. 4°. New York 1890. (Eine Zusammenstellung zahlreicher Einzelarbeiten unter gemeinsamem Titel.)
— New Types of Cockroaches from the Carboniferous Deposits of the U. S. In: Mem. Boston Soc. V. IV. Nr. 9. 1890. S. 401—415. T. 31, 32.
— The Insects of the Triassic beds at Fairplay, Colorado. In: Mem. Bost. Soc. V. IV. Nr. 9. 1890. S. 457—472. Taf. 41, 42.
— A classed and annotated Bibliography of Fossil Insects. In: Bull. U. S. Geol. Surv. Nr. 69. 1890. 101 S.
— Index to the known fossil Insects of the World including Myriapods and Arachnoids. In: Bull. U. S. Geol. Surv. Nr. 71. 1891. 744 S.
— Some Insects of special interest from Florissant, Colorado, and other points in the Tertiaries of Colorado and Utah. In: Bull. U. S. Geol. Surv. Nr. 93. 1892. 25 S. 3 Taf.
— Tertiary Rhynchophorous Coleoptera of the U. S. In: Monogr. U. S. Geol. Survey. V. 21. 1893. 206 S. 12 Taf.
— Insect fauna of the Rhode Island Coal Field. In: Bull. U. S. Geol. Surv. Nr. 101. 1893. 21 S. 2 T.
— Tertiary Tipulidae, with Special Reference to those of Florissant, Colorado. In: Proc. Amer. Phil. Soc. V. 32. Nr. 143. 1894. 83 S. 9 Taf.
— Revision of the American fossil Cockroaches with Descriptions of new forms. In: Bull. U. S. Geol. Surv. Nr. 124. 1895. 176 S.
— Canadian fossil Insects. In: Contr. Canad. Pal. V. 2. 1895. S. 5—56. T. 1—3.
— The Miocene Insect-Fauna of Oeningen. Geol. Mag. N. S. V. 2. 1895. S. 116—122. T. 6.
— Adephagous and Clavicorn Coleoptera from the Tertiary deposits at Florissant, Colo., etc. In: Monogr. U. S. Geol. Surv. V. 40. 1900. 148 S. 11 Taf.
— The Pleistocene beetles of Fort River Mass. In: Monogr. U. S. Geol. Surv. V. 29. S. 740—746. T. 23. 1901.
— Insectes; in: Zeiller. Flore fossile des gites de Charbon du Tonkin. 1903.
Sellards, E. H. Some new structural Characters of palaeozoic Cockroaches. In: Amer. Journ. Sc. V. 15. 1903. S. 307—315. T. 7. 8.
— A study of the structure of palaeozoic Cockroaches, with descriptions of new forms from the Coal Measures. In: Amer. Journ. Sc. V. 18. 1904. S. 113—227. T. 1.
— Types of Permian Insects. In: Amer. Journ. Science. V. 22. 1906. S. 249—258. V. 23. 1907. S. 345—355. V. 27. 1909. S. 151—173.
— Cockroaches of the Kansas Coal Measures and of the Kansas Permian. Univ. Geol. Surv. Kansas. V. 9. S. 501—541. T. 70—83. 1908.
Serres, Pierre Marc. Toussaint de. Géognosie des Terrains tertiaires ou Tableau des principaux animaux invertébrés des terrains marins tertiaires, du midi de la France. Montpellier. 8°. 1829. 92 u. 277 S. 6 Taf.
Shelford, R. On a collection of Blattidae preserved in Amber, from Prussia. In: Journ. Linn. Soc. Zool. V. 30. 1910. S. 336—355. T. 47, 48.
— The Brit. Mus. Collection of Blattidae enclosed in Amber. In: Journ. Linn. Soc. Zool. V. 32. 1911. S. 59—69. T. 7.
Silvestri, Fil. Die Thysanuren des baltischen Bernsteins. In: Schrift Physik.-ökon. Ges. Königsberg. V. 53. 1912. S. 42—66.
Speiser, P. Käferreste aus ostpreußischem Diluvium. Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. V. 31. 1910. 2. Teil. Heft 1. S. 116—120.
Ulmer, Georg. Die Trichopteren des baltischen Bernsteins. In: Schrift Physik.-ökon. Ges. Königsberg. Beitr. z. Naturk. Preußens. Heft 10. 1912. 380 S.
Viehmeyer, H. Ameisen aus dem Kopal von Celebes. Stett. Ent. Zeit. LXXIV. S 141—155. 1913.
Walther, Joh. Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke. Bionomisch betrachtet. In: Jenaische Denkschriften. V. XI. S. 136—214. Taf. 8. 1904.

Westwood, J. O. Contributions to fossil entomology. In: Quart. Journ. Geol. Soc. Lond. V. 10. S. 378—396. T. 14—18. 1854.

Weyenbergh, H. Sur les insectes fossiles du calcaire lithographique de la Bavière, qui se trouvent au Musée Teyler. In: Arch. Mus. Teyler. V. 2. S. 247—294. T. 34—38. 1869.

— Enumération systématique des éspèces qui forment la faune entomol. de la période mésozoique de Bavière. In: Period. Zool. argent. V. 1. S. 87—106. 1874.

— Varia zoologica et palaeontologica. In: Period. Zool. argent. V. 1. S. 77—111. T. 2—3. 1874.

Wickham. H. F. Fossil Coleoptera from Florissant, with Descriptions of several New Species. In: Bull. Amer. Mus. N. H. V. 30. S. 53—69. 1911.

— A report on some recent collections of fossil Coleoptera from Miocene Shales of Florissant. In: Bull. State Univ. Jowa. V. 6. Nr. 3. 1912. 38 S. 8 T.

— On some fossil Rhynchophorous Coleoptera from Florissant, Colorado. Bull. Amer. Mus. N. H. V. 31. S. 41—55. T. 1—4. 1912.

— Fossil Coleoptera from Florissant in the U. S. National Mus. In: Proc. U. S. Nat. Mus. V. 45. S. 283—303. T. 22—26. 1913.

— Fossil Coleoptera from the Wilson Branch near Florissant. Colo. In: Bull. State Univ. Jowa. V. 6. Nr. 4. 1913. 29 S. 7 T.

— The Princeton Collection of fossil beetles from Florissant. In: Ann. Ent. Soc. Amer. V. 6. 1913. S. 359—366. T. 38—41.

Wollaston, Thom. Vern. Note on the remains of Coleoptera from the peat of Lexden. In: Qu. Journ. Geol. Soc. Lond. V. 19. 1863. S. 400—401.

Woodward, H. Some new British Carboniferous Cockroaches. In: Geol. Mag. N. S. Dec. 3. V. 4. S. 49—58. T. 2. 1887.

— On the discovery of the larval stage of a cockroach, Etoblattina peachii, from the coal measures of Kilmaurs. In: Geol. Mag. (3.) V. 4. S. 433—435. T. 12. 1887.

Zang, Rich. Über Coleoptera Lamellicornia aus dem baltischen Bernstein. In: Sitzber. Ges. Nat. Fr. Berlin. 1905. S. 197—205. 1 Taf.

— Coleoptera Longicornia aus der Berendtschen Bernsteinsammlung. In: Sitzber. Ges. Nat. Fr. Berlin. 1905. S. 232—245. 1 Taf.

Achtes Kapitel.

Phylogenie oder Stammesgeschichte.

Von **A. Handlirsch**, Wien.

Inhaltsübersicht.

NB. Die Stammesgeschichte der Familien und sonstigen der Ordo untergeordneten Kategorien wird, soweit möglich, in die systematische Besprechung der Gruppen, welcher das 9. Kapitel dienen soll, eingeflochten werden.

I. Allgemeines und Methode.

Die Kenntnis des reichen palaeontologischen Tatsachenmateriales zwingt uns, die Abstammung (Deszendenz) der heute lebenden Tiere von anders gestalteten ursprünglicheren Ahnenformen als erwiesen zu betrachten, genügt aber noch nicht, um die Stammesgeschichte allein auf Grund dieser Dokumente in allen Details festzustellen.

Wenn wir auf dem Standpunkte der Deszendenz stehen, muß es uns wohl selbstverständlich erscheinen, daß es sich in der gegenwärtig lebenden Fauna nur um Endglieder handeln kann, die allerdings in einer oder der anderen Beziehung auf relativ tiefer Entwicklungsstufe stehen geblieben sein mögen, in anderer Beziehung jedoch durchweg hoch ausgebildet sind, so daß sie auf keinen Fall direkt als Ausgangspunkte für die Ableitung von Entwicklungsreihen benutzt werden können. Die gegenwärtig lebenden Tierformen stammen eben nicht voneinander, sondern von ursprünglicheren, nun längst ausgestorbenen Vorfahren ab.

Leider sind wir vorläufig noch in der Mehrzahl der Fälle gezwungen, diese ausgestorbenen Vorfahren auf indirektem Wege zu ermitteln, zu rekonstruieren. Aber je mehr solcher hypothetischer, konstruierter Ahnenformen wir dann tatsächlich in fossilem Zustande auffinden werden, auf desto festerer Grundlage wird das von uns errichtete stammesgeschichtliche Gebäude stehen.

Anhaltspunkte für diese Rekonstruktion liefern uns:

1. Eine möglichst genaue vergleichend morphologische (und anatomische) Analyse eines möglichst reichen rezenten Materiales.
2. Das Studium der Entwicklung des Individuums — die Ontogenie mit Einschluß der sogen. Embroyologie.
3. Das Studium der Lebensgewohnheiten — die Ökologie oder Ethologie.
4. Die Tiergeographie.
5. Das Experiment.

1. Die morphologische Analyse läuft in erster Linie darauf hinaus, zu ermitteln, bei welcher von mehreren zu vergleichenden Formen oder Gruppen ein bestimmter Charakter am ursprünglichsten erhalten ist und in welcher Richtung sich dessen höhere Ausbildung bzw. Spezialisierung bei den anderen bewegt hat. In weiterer Folge trachten

wir dann nach der Erkenntnis, ob diese höheren Zustände direkt von dem beobachteten ursprünglichsten Zustande ableitbar sind, oder ob sie ein noch tieferes, uns vorläufig unbekanntes Ausgangsstadium erfordern.

Dehnen wir die Analyse auf verschiedene Charaktere aus, so wird sich bald zeigen, daß die eine Art oder Gruppe in dem einen Charakter, die andere in einem anderen als ursprünglicher bzw. abgeleiteter zu bezeichnen ist. Man spricht dann oft von einer sogenannten „Spezialisationskreuzung", und es ist selbstverständlich, daß wir solche Formen oder Gruppen nicht voneinander, sondern nur von hypothetischen Stammformen ableiten können, bei welchen alle in Betracht kommenden Charaktere als „ursprünglich" vorausgesetzt werden.

Diese Methode — so einfach sie auf den ersten Blick auch erscheinen mag — stößt jedoch in der Praxis oft auf ungeahnte Schwierigkeiten, besonders dann, wenn es sich um formenreiche Gruppen handelt, bei denen sich die Arten nur durch die oft unglaubliche Permutation kleiner oberflächlicher Merkmale wie Skulptur, Behaarung, Färbung, Dimensionen einzelner Körperteile u. dergl. unterscheiden. Wir werden daher viel früher mit der Stammesgeschichte der Kategorien höheren Ranges fertig werden als mit den feinsten Verzweigungen des Stammbaumes.

Wir stoßen jedoch noch auf andere Schwierigkeiten:

a) Welche Dinge dürfen wir vom phylogenetischen Standpunkte aus überhaupt miteinander vergleichen?

Zwei oder mehrere Bildungen können sich in folgender Weise zueinander verhalten.

1. Gleicher Ursprung — ähnlicher Bau — ähnliche Funktion.
2. Gleicher Ursprung — ähnlicher Bau — verschiedene Funktion.
3. Gleicher Ursprung — verschiedener Bau — ähnliche Funktion.
4. Gleicher Ursprung — verschiedener Bau — verschiedene Funktion.
5. Verschiedener Ursprung — ähnlicher Bau — ähnliche Funktion.
6. Verschiedener Ursprung — ähnlicher Bau — verschiedene Funktion.
7. Verschiedener Ursprung — verschiedener Bau — ähnliche Funktion.
8. Verschiedener Ursprung — verschiedener Bau — verschiedene Funktion[1]).

Nr. 1—4 werden gewöhnlich als morphologisch gleichwertig oder homolog bezeichnet, Nr. 5 und 7 als physiologisch gleichwertig oder analog. Für phylogenetische Zwecke kommen naturgemäß die homologen Bildungen in erster Linie in Betracht, doch können auch aus analogen Schlüsse gezogen werden, insbesondere wenn es sich um Antimere[2]) oder Metamere[3]) handelt, die sich ja in einem gewissen Sinne den homologen Bildungen nähern. Die Trennung der homologen

[1]) Beispiele: 1. Vorderflügel einer Wespe und einer Biene. Fühler von Blatta und Mantis. 2. Lange Beine von Hydrometra und Phasma. 3. Hinterflügel von Forficula und Staphyliniden. 4. Vorderbein von Locusta und Gryllotalpa. Vorderflügel von Käfer und Wespe, Hinterflügel von Libelle und Fliege. 5. Greifschere bei Flußkrebs und Skorpion. 6. Fühler von Perla und Cerci von Ephemera. 7. Gehörorgan von Locusta und Acridium, Flügel der Fledermäuse und Insekten, Beine der Arthropoden und Vertebraten, Schalen der Muscheln und Brachiopoden. 8. Flügel und Abdominalkiemen der Eintagsfliegenlarven und zahllose andere Beispiele.

[2]) Organe der rechten und linken Körperhälfte.

[3]) Sich auf den hintereinander folgenden Segmenten wiederholende Organe.

von den nur analogen Bildungen ist oft mit bedeutenden Schwierigkeiten verbunden und gelingt in manchen Fällen nur auf ontogenetischem Wege.

b) Dürfen wir voraussetzen, daß homologe Organe oder Organteile bzw. Charaktere nur einmal, also monophyletisch entstanden sind, oder müssen wir event. auch mit einer polyphyletischen Entstehung rechnen?

Gleichviel, ob wir die Ursache der an den Organismen im Laufe der Zeit sich vollziehenden Abänderungen in äußeren Einflüssen oder in Keimesvariationen suchen, müssen wir uns vor Augen halten, daß der gegenwärtige Zustand eines Organismus das Resultat vieler nacheinander erfolgter Eingriffe irgendwelcher Faktoren auf ein bestimmtes Substrat vorstellt. Ein und dieselben Einflüsse werden auf stark verschiedenen Substraten sicher nicht absolut Gleiches hervorbringen, doch können wir uns sehr wohl vorstellen, daß mehrere einander ähnliche (nahe verwandte) Einheiten auf ähnliche Einflüsse ähnlich reagieren werden. Es kann dadurch leicht zu Parallelismen in der Ausbildung homologer Gebilde kommen; aber es liegt nahe, daß sich solche in erster Linie auf die minder bedeutenden Details der Organisation erstrecken werden.

Selbst Konvergenzen sind bis zu einem gewissen Grade möglich. Es kann z. B. der Fall eintreten, daß bei einer langbeinigen Form die Beine kürzer werden, bei einer verwandten kurzbeinigen dagegen länger, so daß sich eine Annäherung vollzieht, u. dergl. mehr. Daß sich die Veränderungen an den Organismen ebensooft in der Minus- als in der Plus-Richtung bewegen, ist ja allgemein bekannt. Schwund bzw. Rückbildung von allerlei Gebilden (z. B. der Flügel usw.) kann sehr leicht zur scheinbaren Annäherung von früher stärker verschieden gewesenen Formen führen.

Im allgemeinen jedoch können wir voraussetzen, daß höherkomplizierte bedeutendere Organe nicht polyphyletisch entstanden sein können, denn es wäre zu viel des Zufalles nötig, um solche Bildungen, die ja nicht das Resultat einfacher einzelner Einwirkungen sein können, mehrmals selbständig zu erzeugen. Ich denke dabei an Dinge wie die Beine, Flügel, Fazettaugen u. dergl.

Desgleichen bin ich überzeugt, daß derartige Bildungen, welche eine längere Entwicklungsgeschichte durchgemacht haben und in ihren Anfängen in eine Periode zurückreichen, in der der betreffende Organismus im ganzen noch auf viel tieferer Stufe stand, wenn sie aus irgendeinem Grunde zum völligen Schwunde gelangten, nachträglich unmöglich in der ursprünglichen Weise wieder aufgebaut werden können. Müßten sich doch dazu alle Prozesse, die seinerzeit zu ihrer Entwicklung geführt haben, und die jeweiligen Zustände des gesamten Organismus ein zweites Mal in annähernd gleicher Weise wiederholen, was ja nur bei einer Rückkehr des gesamten Organismus in jenen Zustand möglich wäre, in dem er sich zu Beginn der allmählichen Ausbildung des betreffenden Organes befand. Die Tatsache, daß solche völlig verschwundene Bildungen nicht mehr in gleicher Weise wiederentstehen, wird als „Irreversibilität“ oder „Nichtumkehrbarkeit der Evolution“, auch als Dollosches Gesetz bezeichnet, darf jedoch nicht auf kleine oberflächliche Bildungen, Skulpturen, Behaarungen, Farben u dergl. ausgedehnt werden.

c) Woran erkennen wir, welcher von zwei Zuständen als der ursprünglichere zu betrachten ist?

Die Beantwortung dieser Frage gehört wohl zu den allerschwierigsten Aufgaben phylogenetischer Forschung, denn es gibt hier keine allgemein gültige Regel. Die Entscheidung muß von Fall zu Fall selbständig und nach sorgfältiger Erwägung aller in Betracht kommenden Umstände erfolgen, erfordert vor allem große Erfahrung, ausgebreitete Formenkenntnis und vorhergegangene ehrliche systematische Aufarbeitung des betreffenden Materiales. Trotzdem wird gerade in diesem Punkte am meisten gesündigt, und jeder grüne Anfänger oder selbst Dilettant glaubt nach Betrachtung einiger weniger aus einer eng begrenzten Tiergruppe und aus einem beschränkten Faunengebiete stammender Tiere, sofort das Ursprüngliche von dem Abgeleiteten unterscheiden zu können. Diesem Umstande verdanken wir die zahllosen total verfehlten Stammbäume und Systeme, welche unsere Literatur unnütz beschweren. Der eine geht von der Meinung aus, das Kleine müsse ursprünglicher sein als das Große, der andere will die größere Zahl — sagen wir von Gliedern bei einem Organ, von Flügelrippen oder dergl. unbedingt aus einer geringeren Zahl ableiten, der dritte meint, irgend ein gekrümmter oder bewehrter Körperteil müsse unbedingt von einem geraden oder unbewehrten abstammen, usw. In vielen Fällen führte der falsch verstandene Evolutions- oder Selektionsgedanke dazu, das nach menschlichen Begriffen „Vollkommenere" oder „Kompliziertere" als das Höhere oder Abgeleitete zu betrachten, im Vergleiche mit „Unvollkommenem" oder „Einfachem". Manche Forscher vertreten zudem die Meinung, das „Häufigere" sei das Typische bzw. Normale, also auch Ursprünglichere, das „Seltene" dagegen das Abgeleitete. Manche suchen gar das Ursprüngliche gerade in der Fauna ihrer engeren Heimat oder unter den Lieblingsobjekten ihrer Untersuchung. Am allerhäufigsten jedoch finden wir eine vollkommene Verwechslung von ursprünglich einfach und sekundär vereinfacht.

Wir werden in manchen Fällen leicht zu einem Urteile über die Ursprünglichkeit einer Bildung gelangen, wenn wir uns über deren Funktion Rechenschaft geben, denn eine ganz spezielle Funktion läßt eher auf eine abgeleitete Form schließen, als eine mehr vielseitige Verwendung des betreffenden Organs. Nur ganz im allgemeinen läßt sich behaupten, daß ökologisch unwichtige Bildungen viel leichter ihre ursprüngliche Form beibehalten als direkt tätige Organe. Eine gewisse Bedeutung besitzen auch die sogenannten rudimentären Organe, denn sie sagen uns, daß einmal an ihrer Stelle etwas „Vollkommeneres" vorhanden war.

In vielen Fällen hilft uns ein Vergleich mit anderen, oft sogar verwandtschaftlich recht fernstehenden, aber vielleicht besser bekannten oder erforschten Reihen, denn es gibt zahllose Parallelismen, die uns Analogieschlüsse gestatten. Auch ist es zu empfehlen, in zweifelhaften Fällen zu vergleichen, wie sich das Untersuchungsobjekt in bezug auf andere, leichter zu beurteilende Merkmale im Hinblick auf Ursprünglichkeit verhält.

Wie schon oben erwähnt, soll der phylogenetischen Betrachtung stets eine systematische Bearbeitung vorangehen, die in der reinlichen Scheidung der für jede Kategorie (Species, Genus usw.) charakteristischen Merkmale besteht und dadurch eine Basis für die phylogenetische Bewertung schafft. Solche systematische Arbeit ist bis zu einem gewissen Grade auch schon eine Statistik, welche uns manchen Anhaltspunkt zur Beurteilung der „Entwicklungshöhe" irgendeiner Gruppe bietet. Wir

finden in einem Genus oder in einer Familie eine relativ geringe Zahl von Arten, die aber durchweg scharf umschrieben sind, im Gegensatze dazu wieder kolossale Splitterung in viele, aber schlecht begrenzte Arten bei anderen oft nahestehenden Gruppen. In einer Gruppe sind gewisse Merkmale sehr variabel, in einer anderen sind sie streng fixiert u. dergl. mehr. So können wir uns in manchen Fällen doch schon auf Grund des rezenten Materiales Gedanken über die relative Entwicklungshöhe bzw. den gegenwärtigen Evolutionszustand so mancher Gruppe bilden und werden dann das palaeontologische Material mit um so mehr Erfolg berücksichtigen.

Bei der vergleichend morphologischen Analyse soll man sich stets bemühen, alle Organe der zum Vergleiche herangezogenen Objekte zu berücksichtigen, und soll nicht aus der Übereinstimmung eines Merkmales weitgehende phylogenetische Schlüsse ziehen, die durch die anderen Merkmale derselben Tierformen sofort ad absurdum geführt werden können. In dieser Beziehung wird immer noch viel gesündigt, und fast jedes Jahr bringt uns einen neuen solchen „Beweis" für die nahe Verwandtschaft himmelweit verschiedener Gruppen. Einmal sind es die Mandibeln, ein anderes Mal das Tentorium oder die Cerci, die Gonopoden, Tracheen, Thoraxsegmente usw., die als Basis für Systeme verwendet werden, und jedesmal resultiert ein völlig verschiedenes System. Ein einzelnes Merkmal kann bei aller sonstigen Übereinstimmung genügen, um die Ableitung einer Form von der anderen auszuschließen; aber Übereinstimmung in einem Merkmale, und selbst in mehreren, bildet noch keinen Beweis für die direkte Abstammung.

Die Erfahrung gestattet uns, hier an einigen Beispielen auszuführen, welche Bildungen oder Zustände wir in der Klasse der Insekten im allgemeinen als ursprünglich betrachten dürfen.

Wie bei allen bilateral gebauten Tieren, können wir symmetrische Bildungen als ursprünglich, asymmetrische (Cerci bei Embia, Hinterleib vieler Corixa-Arten, usw.) als abgeleitet betrachten.

Das Wesen der Metamerie veranlaßt uns, die homonome, also gleichwertige Segmentierung des Körpers für ursprünglicher zu halten als eine heteronome Gliederung. Bei Insekten gibt es freilich keine vollkommene, durchgreifende, ursprüngliche Homonomie mehr, denn die Gliederung des Körpers in 3 Hauptabschnitte, Kopf, Thorax und Abdomen mit streng geschiedenen Funktionen, hat bereits frühzeitig Platz gegriffen. Wir können nur mehr von einer Homonomie der 3 Thorakalsegmente und von einer Homonomie der Abdominalsegmente sprechen, von einer Homonomie der 3 Beinpaare, der 2 Flügelpaare, der Kiefer usw. Dabei müssen wir immer beachten, ob nicht etwa durch völlige oder teilweise Atrophie solcher Anhänge eine sekundäre Homonomie derselben bzw. der Segmente eingetreten ist.

Fühler und Cerci sind als ursprünglich homonom vielgliedrige Organe mit einer nicht fixierten Zahl von Gliedern zu betrachten (Fühler der Perliden, Locustiden, Blattiden, von Lyda unter den Symphyten, von Pimplinen unter den Terebrantien; Cerci der Ephemeriden, Perliden, Mantiden usw.).

Ursprünglich ist das Vorhandensein lateraler Komplex- oder Fazettenaugen und dreier einfacher Stirnaugen oder Ozellen, eines gut begrenzten Clypeus mit anschließender kurzer Oberlippe, einfacher tasterloser

Mandibeln, mit je 2 freien Kauladen und mehrgliedrigem Taster versehener 1. und 2. Maxillen (wie wir es bei den meisten Orthopteren, vielen Hymenopteren usw. finden).

Die ursprüngliche Form des Thorakalbeines ist das sogenannte Schreitbein mit mehrgliedrigem Tarsus und 2 Endklauen (Perliden, Blattiden, viele Coleopteren, Hymenopteren, Neuropteren usw.).

Die Flügel sind ursprünglich gleichartig, mit sehr ähnlichem, mäßig reich verzweigtem Geäder und nicht fixierter Zahl der Längsaderäste und der Queradern. Die ursprüngliche Stellung der Flügel ist die horizontale mit hauptsächlich dorsoventraler Beweglichkeit.

Der Hinterleib sitzt ursprünglich mit breiter Basis an dem 3. Thoraxsegmente und besteht aus 11 Segmenten und einem Telson (12. Segment). Jedes Segment besteht ursprünglich aus Tergit und Sternit. Die Gliedmaßen der Abdominalsegmente sind niemals als normale Schreitbeine ausgebildet, sondern immer stark modifiziert: Im ♀ Geschlechte am 8. und 9. Segmente, im ♂ am 9. Segmente als „Genitalfüße" erhalten. Das 11. Segment trägt gegliederte Cerci, das Telson trägt den After und besteht aus 3 Lappen. Die Geschlechtsöffnung liegt im 8. (♀) oder 9. (♂) Segmente.

Es sind imaginale Stigmen an den Seiten der 2. und 3. thorakalen und der ersten 8 abdominalen Segmente vorhanden. Malpighische Gefäße sind in größerer Zahl vorhanden. Die Ovarien sind holoistisch, die Hoden tubulös. Das Nervensystem besteht aus oberem und unterem Schlundganglion, segmental getrennten Ganglien im Thorax und Abdomen. Das schlauchförmige Herz ist mit einer größeren Zahl von Ostien versehen.

2. Unschätzbare Anhaltspunkte für die Rekonstruktion von Urformen liefert uns die Ontogonie. Es ist dies leicht zu begreifen, wenn wir die Änderungen, die sich an den Tieren im Verlaufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung vollzogen haben, nicht auf „spontane" Keimvariationen, sondern auf die Einwirkung äußerer Einflüsse zurückführen, denn alle Vorgänge von der Furchung der Eizelle an bis zur Ausbildung des definitiven Körpers stellen sich dann als nach und nach, schrittweise erworbene und erblich gewordene dar. Wenn wir überhaupt auf dem Standpunkte der Deszendenz stehen, müssen wir annehmen, daß jenes Geschöpf, welches uns heute in Form einer Biene, einer Laus oder eines Schmetterlings entgegentritt, einst etwas anderes war, sagen wir ein schabenähnliches Tier, eine Panorpide oder weiterhin ein vielbeiniger, nicht flugfähiger Kruster, vielleicht ein mariner Gliederwurm usw. Wir werden uns daher gar nicht wundern, wenn sich die frühen Vorgänge in der Entwicklung des Individuums noch bis zu einem gewissen Grade ähnlich abspielen, als sollte einer dieser Vorfahren dadurch zustande kommen, wenn ferner die für die höheren phylogenetischen Entwicklungsstufen charakteristischen Merkmale sich erst später durchringen und wenn die alleroberflächlichsten spezifischen Details gar erst im letzten Stadium der Entwicklung unmittelbar vor der Geschlechtsreife in Erscheinung treten.

Das „biogenetische Grundgesetz", welches diese Erscheinung in klassischer Weise zum Ausdruck bringt und geradezu von einer Wiederholung der Phylogenie in der Ontogenie spricht, wird uns verständlich, wenn wir auch zugeben müssen, daß dessen Schöpfer in der Verallgemeinerung zu weit gegangen sind.

Wir dürfen dabei aber nie vergessen, daß es sich namentlich bei

Charakteren der postembryonalen Jugenstadien der Insekten sehr oft um Neuerwerbungen durch spezielle Faktoren der Lebensweise dieser Jugendstadien handelt, die man „caenogenetische“ Merkmale nennt. Auch sie vererben sich, ohne bei der Imago zur Erscheinung zu kommen, haben aber immer geringeren Wert als die oben behandelten, in der alten Stammesgeschichte begründeten „palingenetischen“ Erscheinungen.

Je vollkommener die Metamorphose eines Insektes, je größer der Unterschied zwischen Larve und fertigem Tier, je mehr von den definitiven Organen erst im Endstadium der Larvenperiode relativ plötzlich neu in Erscheinung treten, desto geringeren phylogenetischen Wert haben die betreffenden Larvenformen und desto sicherer können wir in ihren Merkmalen caenogenetische Bildungen annehmen.

Welch wertvolle Anhaltspunkte uns die ontogenetische Methode liefert, sehen wir in dem Vorkommen echter, relativ ursprünglicher Abdominalbeine bei manchen Larven (Sialiden, Sisyra usw.), deren Imagines keine Spur mehr von solchen besitzen, ferner in dem Auftreten embryonaler Extremitätenhöcker an Segmenten, die im reifen Zustande extremitätenlos sind. Am deutlichsten aber illustriert die Comstock-Needhamsche Flügelgeäderforschung unsere Ansicht; denn das von diesen Autoren auf ontogenetischem Wege ermittelte Urbild eines Flügelgeäders stimmt ganz auffallend mit dem überein, was sich aus der Untersuchung der carbonischen Palaeodictyopteren ergibt.

3. Die Berücksichtigung der Ökologie oder Ethologie erleichtert uns in zahllosen Fällen die phylogenetische Bewertung der morphologischen oder ontogenetischen Merkmale, kann aber auch oft direkten Aufschluß gewähren; denn die Lebensgewohnheiten selbst haben ebenso ihre Geschichte wie der Körperbau. Auch hier können wir wie dort Ursprüngliches und Abgeleitetes unterscheiden, auch hier finden wir zahllose Parallelismen und Konvergenzen, Allgemeines und höchst Spezielles. Wir werden, um nur einige wenige Beispiele zu erwähnen, Käfer, die frei herumlaufen und allerlei Kost annehmen, sagen wir Silpha-Arten, gewiß als ökologisch ursprünglicher bezeichnen als solche, die nur in den absolut finsteren Grotten oder nur an dem Pelze des Bibers leben; wir werden eine frei herumschwärmende, alles fressende Fliege für ursprünglicher halten als eine, die nur auf dem Pelze bestimmter Fledermäuse oder gar in die Haut derselben eingebohrt lebt; wir werden endlich eine Raupe, die einfach Laub frißt, für ursprünglicher halten als eine, die sich just auf die Waben der Honigbiene kapriziert oder auf den Wachsflaum auf dem Hinterleibe der Fulgoriden. Freies ähnliches Leben bei Larven und Imagines wird uns in der Regel ursprünglicher erscheinen als Endoparasitismus oder als in den verschiedenen Lebensstadien stark verschiedene Gewohnheiten. Brutpflege oder gar Staatenbildung, Kunsttriebe, Gebrauch von Werkzeugen u. dergl. gelten selbstverständlich als Zeichen hoher ökologischer Spezialisierung.

4. Auch die Tiergeographie, namentlich nach statistischer Methode betrieben, liefert allerlei phylogenetisch wichtige Resultate.

Wir konnten durch Vergleich der Zahlen identischer Species, Genera usw. mit einer gewissen Sicherheit feststellen, welche Faunengebiete seit längerer und welche erst seit kürzerer Zeit durch irgendwelche, die Wanderung der Insekten behindernde Schranken (Meere, Gebirge, Wüsten, Ströme, Klimazonen usw.) voneinander getrennt sind. Gesetzt den Fall, es kämen einzelne identische Species eines Genus in zwei solchen heute

scharf getrennten Faunengebieten vor, während die Mehrzahl der Arten des betreffenden Genus streng geographisch gesondert und nur auf eines der Gebiete beschränkt ist, so könnten wir — natürlich unter Berücksichtigung der Ökologie, die uns sagt, ob nicht etwa eine rezente Verschleppung durch den Menschen, durch Winde oder Strömungen usw. vorliegt — wohl mit einiger Sicherheit annehmen, daß die weiter verbreiteten Arten die älteren sind und noch aus einer Zeit stammen, in der die Verbreitungshindernisse nicht existierten. Freilich müßten wir bei einer solchen Schlußfolgerung mit Vorsicht zu Werke gehen, denn wir wissen vorerst noch nicht, ob unter den heute auf ein Gebiet beschränkten Arten nicht doch auch solche sind, die früher in beiden Gebieten lebten.

Erfahrungsgemäß ist die Verbreitung der Insektenarten eine außerordentlich verschiedene: Einzelne sind auf ein Gebiet von nur einigen Quadratmetern beschränkt, andere erstrecken sich fast über die ganze Welt oder wenigstens über ein sehr weites Gebiet. Diese Unterschiede sind in vielen Fällen ökologisch sehr leicht zu erklären, in anderen Fällen aber gewinnen wir den Eindruck, daß die Lebensweise des betreffenden Tieres nur in geringer Beziehung zu dessen Verbreitung steht. Und gerade diese letzteren Fälle sind die phylogenetisch interessanten. Solche ökologisch relativ unabhängige Arten mit sehr eng begrenztem Verbreitungsgebiete sind entweder so jung, daß sie noch nicht Zeit gefunden haben, um sich weiter zu verbreiten, oder es sind die letzten Reste ehemals weit verbreiteter Formen — sogenannte Relikte oder „lebende Fossilien". Wir werden mit besonderer Sicherheit auf die Reliktnatur einer Form schließen können, wenn sie eine sogenannte diskontinuierliche oder disjungierte Verbreitung hat, d. h. wenn sie an mehreren, weit voneinander getrennten Plätzen vorkommt, in den Zwischengebieten aber fehlt, obwohl auch dort ihr Vorkommen ökologisch begründet wäre.

Analog wie die Arten verhalten sich in geographischer Beziehung auch die systematischen Gruppen höheren Ranges.

Als typisches Beispiel eines Reliktes möchte ich hier nur die japanische Epiophlebia anführen, den einzigen überlebenden Vertreter der im Mesozoikum reich vertretenen Gruppe der Anisozygopteren (Odonaten), als Beispiel für relativ junge lokale Gruppen Hemimerus und viele Höhlentiere.

Auch die Verteilung der Insekten auf die Klimazonen kann phylogenetisch wichtige Anhaltspunkte liefern. So hat sich ergeben, daß bei den Heterometabolen der Grad der Thermophilie im allgemeinen in geradem Verhältnis zur Ursprünglichkeit der betreffenden Gruppe steht, bei den Holometabolen dagegen in umgekehrtem. Finden wir holometabole Gruppen in kalten und gemäßigten Gebieten stärker vertreten als in heißen, so können wir fast sicher annehmen, daß es sich um relativ tiefstehende handelt.

5. Endlich und schließlich kann uns auch schon das Experiment in gewissen phylogenetischen Fragen direkt oder indirekt Aufschluß gewähren. Leider bis jetzt nur in solchen untergeordneter Bedeutung.

Wir sind imstande, durch allerlei Einwirkungen physikalisch-chemischer Natur (Temperatur, Nahrung, Licht usw.) derart auf in der Entwicklung begriffene Tiere einzuwirken, daß unter Umständen sogar recht ansehnliche und bis zu einem gewissen Grade auch vererbbare Abänderungen der reifen Tiere zustande kommen. Manche dieser künst-

lich erzeugten Abänderungen stimmen mit solchen überein, welche auch in der freien Natur als Abberrationen oder selbst Lokalrassen (Subspezies) auftreten, und geben uns daher direkt Aufschluß über phylogenetische Beziehungen. Gewisse Eingriffe sind sogar imstande, Charaktere von in der Natur nicht mehr vorkommenden Ahnenformen in Erscheinung zu bringen, z. B. durch Lichtmangel (in Höhlen) verschwundene Farben, oder durch spezifische Nahrung veränderte Verdauungsorgane wieder in einen ursprünglichen Zustand zurückzuführen, u. dergl. mehr.

Ein eigener Zweig der Experimentalzoologie beschäftigt sich mit Kreuzungs- und Vererbungsversuchen, welche uns durch Scheidung der dominanten und rezessiven Merkmale auch einige Anhaltspunkte zur phylogenetischen Bewertung derselben bieten, außerdem aber auch durch den Grad der Fruchtbarkeit der Bastarde zur Feststellung des systematischen Ranges der zu den Versuchen verwendeten Formen beitragen.

Die Experimentalzoologie wird hauptsächlich der speziellen Phylogenie der Rassen und Arten Dienste leisten.

Eine glückliche Kombination aller dieser Methoden mit der Palaeontologie hat bisher schon so manches wichtige stammesgeschichtliche Problem gelöst, und in nicht allzuferner Zukunft hoffen wir auch jene umstrittenen Fragen entscheiden zu können, die einer Rekonstruktion der Hauptäste des Stammbaumes der Tierwelt heute noch im Wege stehen. Bis alle Seitenäste und Zweiglein dieses großen Baumes in ihren richtigen Verbindungen darstellbar sein werden, dürften wohl noch viele Jahre angestrengtester Arbeit erforderlich sein. Aber wir müssen diesem Stande der Wissenschaft zustreben, denn die Phylogenie ist nicht nur die sichere Basis für ein exaktes, natürliches System, sondern auch der Wegweiser für alle exakten allgemein-biologischen Forschungen. Nur wenn wir die blutsverwandten Ahnenreihen kennen und die stufenweisen Veränderungen der Organismen in der Zeit, dann können wir auch mit Erfolg an die Ermittlung der Ursachen dieser Veränderungen schreiten und vielleicht auch daran denken, einen Blick in die Zukunft der Tierwelt zu werfen. Vielleicht wird es uns dann auch besser gelingen, diese Zukunft in einer uns günstig erscheinenden Weise zu beeinflussen.

II. Die Abstammung der Insekten.

Unter den Hypothesen, welche sich mit der Abstammung der Insekten beschäftigen, sind es heute streng genommen nur mehr zwei, deren eingehende Behandlung nötig ist: I. Die aus F. Brauers Campodea-Theorie weiterentwickelte Lehre von der Ableitung der Pterygogenen aus den Apterygogenen, beziehungsweise in weiterer Folge aus Myriopoden, Onychophoren und Anneliden[1]. II. Die Ableitung der Insekten aus branchiaten Crustaceen.

[1] Gerade diese Theorie wurde durch einige Hochschullehrbücher sanktioniert und ist infolgedessen fast zu einem Dogma erstarrt, gegen welches nur schwer anzukämpfen ist. Die Wissenschaft hat nicht die Aufgabe, irgend eine Lehrmeinung ad infinitum zu stabilisieren, sondern möglichst vorurteilsfrei an die Ermittlung der Wahrheit zu schreiten.

Diese beiden Theorien sind grundsätzlich sehr verschieden, denn die erstere führt, wie sich zeigen wird, geradezu zur Annahme einer diphyletischen Entstehung der echten Arthropodencharaktere, des Fazettenauges und sonstiger wichtiger Organe, an deren Homologie bei Crustaceen und Insekten kein Morphologe zweifelt, während die 2. Theorie nicht an der Monophylie bzw. Homologie dieser Charaktere rüttelt und nur eine heterophyletische Entstehung der Tracheen voraussetzt.

Wir wollen uns bei der Behandlung dieses äußerst komplizierten Stoffes der im vorigen Abschnitte angedeuteten Methoden bedienen und das Thema in eine Reihe von Einzelfragen auflösen.

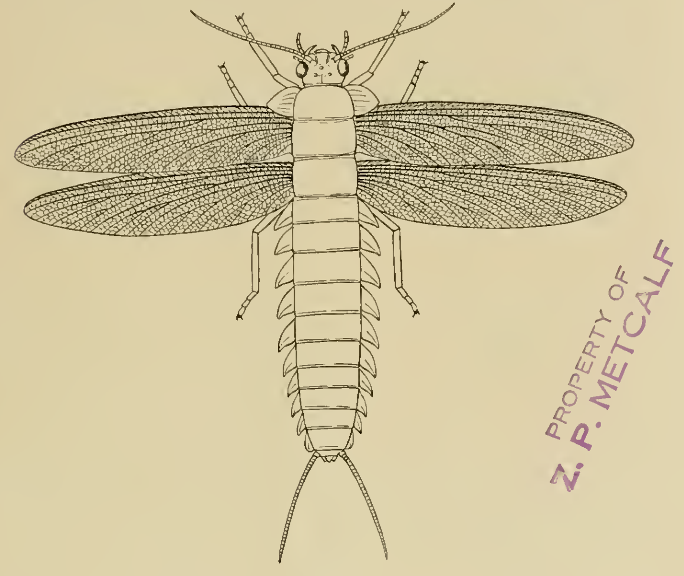


Fig. 238.
Das hypothetische „*Protentomon*". Dorsalansicht, ungef. natürl. Größe. (Original.)

1. Sind die Pterygogenea, also die geflügelten und die sicher durch Reduktion der Flugorgane flügellos gewordenen Insekten eine monophyletische Gruppe?

Diese Frage ist schon durch die nach ontogenetischer Methode durchgeführte Flügelmorphologie in einwandfreier Weise in bejahendem Sinne beantwortet [1]); denn es hat sich ergeben, daß alle noch so stark modifizierten Flügeltypen auf ein ursprüngliches Schema zurückführbar sind. Desgleichen ist es gelungen, alle Mundorgane aus einem Typus abzuleiten, ebenso alle wesentlichen Teile der Beine und der Geschlechtsorgane.

[1]) Woran auch die neuesten Versuche Cramptons nicht zu rütteln vermögen.

2. Welche Charaktere kommen einer hypothetischen Urform der Pterygogenea, einem „Protentomon“ im geschlechtsreifen (imaginalen) Stadium zu?

Kopf mäßig groß, mit breiter Basis[1]) beweglich an der Vorderseite des Thorax inseriert, aus 6 Segmenten bestehend, welche fest miteinander verwachsen sind. Das 1. Segment trägt die gut entwickelten lateralen Komplex- und die 3 einfachen Stirnaugen, das 2. Segment ein Paar einfacher homonom vielgliedriger Fühler, welche an die Vorderseite des Kopfes gerückt sind. Das 3. Segment ist extremitätenlos, das 4. trägt die nach abwärts gerichteten tasterlosen zweigliedrigen Mandibeln, deren Basalglied in die Kopfkapsel bereits eingeschmolzen ist, so daß nur das 2. Coxalglied frei beweglich bleibt. Das 5. Segment trägt die ersten Maxillen, deren erstes Glied kurz, aber beweglich und anhanglos ist, während das 2. längere Glied an der Außenecke einen mindestens fünfgliedrigen Taster, proximal davon eine aus mindestens zwei Gliedern bestehende Außenlade[2]) und eine einfache Innenlade trägt. Die Gliedmaßen des 6. Segmentes sind jenen des 5. ähnlich, aber im Basalteile miteinander in der Mittellinie verwachsen, so daß nur die beiden dreigliedrigen Taster und 4 Laden frei bleiben, welche im Vergleiche zu jenen der Maxillen reduziert erscheinen. Vor der Mundöffnung unter der Fühlerinsertion findet sich der gut begrenzte Clipeus und als Anhang desselben eine kurze, frei bewegliche Oberlippe. Thorax aus drei fast gleichen, nicht miteinander verschmolzenen Segmenten

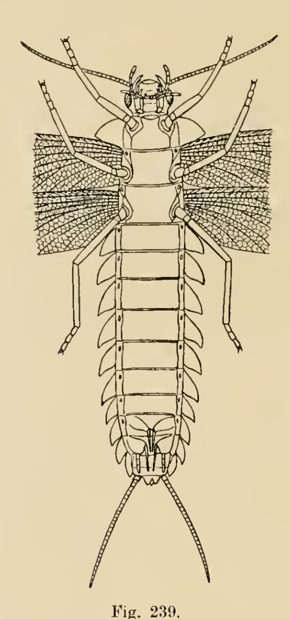


Fig. 239.
Das hypothetische „*Protentomon*“. Ventralansicht, ungef. natürl. Größe. (Original.)

[1]) Perliden, Orthopteren, Gegensatz Stubenfliege, Biene.

[2]) Saltatoria, Blattariae, Carabidae usw. Bezüglich der neuerdings angezweifelten Homologisierung der gegliederten äußeren Kaulade mit dem Endopoditen und des Tasters mit dem Exopoditen der Spaltfüße möchte ich darauf hinweisen, daß sich bei höheren Crustaceen Kiefer und Kieferfüße finden, welche ganz parallel mit den Mundgliedmaßen der Insekten modifiziert sind. Es ist sicher oft ohne Kenntnis der Entwicklung schwierig, die stärker reduzierten Formen richtig zu deuten; doch würde, glaube ich, kein Carcinologe daran zweifeln, daß die gegliederte äußere Lade der Maxillen der Orthopteren, Coleopteren usw. dem Endopoditen entspreche, wenn man ihm ein solches Organ als Maxille eines Crusters vorlegen würde. Man darf doch nicht so leichtfertig über die Tatsache hinweggehen, daß die mehrgliedrigen Außenladen gerade bei den ursprünglichsten Insektenmundteilen vorkommen und nicht, wie man es erwarten müßte, wenn es sich um eine sekundäre Gliederung handeln sollte, bei abgeleiteten. Für die ursprüngliche Zweiästigkeit spricht wohl auch die Tatsache, daß bei vielen Formen jede Maxille in Form von zwei ursprünglich getrennten Embryonalhöckern angelegt wird, genau so wie die Abdominalextremitäten der Thysanuren. Man hat

bestehend[1]). An jedem dieser Segmente ist ein dorsaler Teil (Tergit) und ein ventraler (Sternit) zu unterscheiden; zwischen beiden liegen an den Seiten der Brust die Pleuren (welche vermutlich aus je 2 hintereinander liegenden Teilen: Epimerum und Episternum, bestehen).

Zwischen den Pleuren und dem Sternum inseriert, trägt jedes Segment des Thorax ein fast gleiches Schreitbeinpaar[2]), an welchem eine kurze Subcoxa, eine mäßig große Coxa, ein kurzer Trochanter, ein längerer Femur, eine Tibie und vermutlich 3 Tarsenglieder[3]) zu unterscheiden sind, deren letztes noch den aus 2 Klauen und dazugehörigem Halt- oder Stützapparat bestehenden sogenannten Prätarsus trägt.

Das 2. und 3. Thoraxsegment trägt je ein Paar pergamentartiger gleicher und gleich großer Flügel, welche an den Seiten zwischen Tergit und Pleurenplatten mit breiter Basis inseriert, durch primitive Gelenke nur in dorsoventraler Richtung beweglich[4]) sind und in der Ruhe hori-

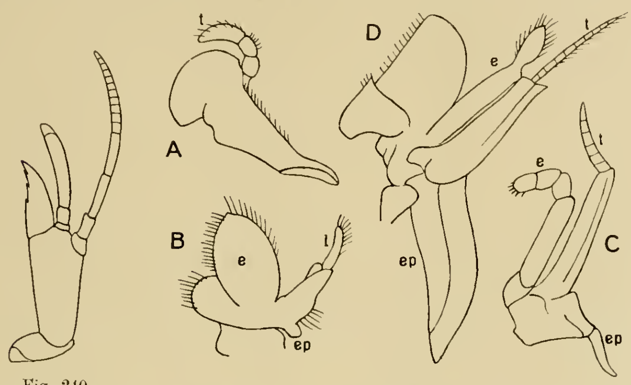


Fig. 240. Rekonstruktion einerursprünglichen Insektenmaxille. (Original.)

Fig. 241. Mundgliedmaßen rezenter Decapoden (Crustaeea). *A* Mandibel von *Caloppa*. *B* 2. Maxille von *Sicyonia*. *C* 2. Kieferfuß von *Telphusu*. *D* 3. Kieferfuß von *Homarus*. (Schematisch naeh Ortmann.)

t Taster oder Palpus - Exopodite; *e* Endopodite; *ep* Epipodite.

zontal ausgebreitet liegen[5]). Das Geäder ist in beiden Flügelpaaren gleich, besteht aus einer längs des Vorderrandes laufenden einfachen Costa, einer parallel damit laufenden einfachen Subcosta, auf welche

als Beleg für die Endopoditennatur der beiden Tasterpaare der Insekten unter anderem auch die eigenartige nach innen gerichtete Knickung, das Knie, angeführt, welches aber auch bei typischen Crustaeeenexopoditen vorkommt. Ferner hat man gesagt, die eehten Exopoditen hätten mehr den Charakter von Geißelanhängen. Einen ähnlichen Charakter haben sieher auch die Palpen gewisser Triehopteren (Limnophilus). Ich glaube also mit einiger Berechtigung an der alten Ansehauung festhalten zu dürfen. Man vergleiche die Figuren 240, 241.

[1]) Perlidae, Panorpatae, Neuroptera. Gegensatz Ameisen, Fliegen.

[2]) Perlidae, Blattariae, Carabidae, Tenthredinidae usw. Gegensatz Mantis, Dytiscus, Loeusta usw.

[3]) Dermaptera, Aeridier, Gryllidae, Hemimerus, Embien, Perlarien, Odonaten, viele Heteroptera und Homoptera.

[4]) Ephemeriden.

[5]) Anisoptere Odonaten. Sekundär bei Tagschmetterlingen.

ein Radius folgt, der sich unweit der Flügelwurzel in einen vorderen einfachen und einen hinteren mehrästigen Ast gliedert und hauptsächlich gegen den Spitzenrand des Flügels gerichtet ist, während die Äste der beiden folgenden, dem Radius ähnlich gebauten Hauptadern, Medialis und Cubitus, bereits gegen den Hinterrand gebogen erscheinen. Als letzte Ader folgt dann noch eine in wenige Äste gespaltene Analader. Die Zahl der Zweige dieser Hauptadern ist nicht streng limitiert, und unregelmäßige netzartig verzweigte Quer- oder Zwischenadern überbrücken alle Zwischenräume zwischen den Hauptstämmen. Möglicherweise trägt auch das 1. Segment des Thorax eine seitlich abstehende Ausbreitung des Tergiten.

Abdomen mit breiter Basis beweglich an dem Thorax sitzend, aus 10 nahezu gleich großen und einem reduzierten 11. Segmente bestehend, an welches sich das dreilappige, den After umgebende Telson anschließt[1]. Alle Segmente beweglich miteinander verbunden, aber nicht tubusartig ineinader eingeschachtelt, aus Tergit und Sternit bestehend, von denen ersterer vermutlich seitliche plattenartige Erweiterungen trägt[2]. Möglicherweise tragen die ersten 7 oder 8 Segmente als Kiemen funktionierende Extremitätenrudimente. Im weiblichen Geschlechte tragen die Segmente 8 und 9, im männlichen nur das 9. stark modifizierte, als Genitalfüße erhaltene Gliedmaßen[3]. Das 11. Segment trägt aus zahlreichen homonomen Gliedern bestehende, als Cerci bekannte Gliedmaßen[4].

Stigmen des 2. und 3. Thorakal- und des 1. bis 8. Abdominalsegmentes führen in ein vermutlich erst mit primitiven Längs- und Querkommissuren versehenes Tracheensystem. Dem ursprünglichen, die Augen versorgenden Kopfganglion oder Protocerebrum sind die als Deutero- bzw. Tritocerebrum unterschiedenen Ganglien des 2. und 3. Kopfsegmentes angegliedert; sie bilden zusammen das obere Schlundganglion, welches durch den Schlundring mit dem unteren, die 3 Kieferpaare innervierenden in Verbindung steht. An dieses schließt sich die Bauchkette mit 3 thorakalen und mindestens 8 getrennten abdominalen Ganglienknoten.

Speicheldrüsen in 2 oder 3 Paaren vorhanden.

Darm aus Vorderdarm (Ösophagus, Kropf), Mitteldarm und Enddarm bestehend, an der Grenze der beiden letzteren mit einer größeren Zahl Malpighischer Gefäße[5].

Herz- oder Rückengefäß langgestreckt, mit einer größeren Zahl segmental angeordneter Spaltöffnungen.

Geschlechter getrennt. Weibliche Geschlechtsorgane mit einer größeren Zahl segmental angeordneter, mehrkammeriger, panoistischer Eiröhren, welche unilateral in die 2 Ovidukte münden. Diese ergießen sich vermutlich in eine durch Einstülpung des 8. Segmentes entstandene unpaare Vagina, in welche vermutlich auch schon Ausführungsgänge von Anhangsdrüsen münden.

Hoden paarig, tubulös, aus je einer Anzahl Follikeln bestehend; Vasa deferentia vermutlich in den gemeinsamen unpaaren, durch Einstülpung aus dem 9. Segmente hervorgegangenen Ductus ejaculatorius mündend. Muskulatur quergestreift, bereits reich gegliedert.

---

[1] Ephemeriden, Odonaten usw.
[2] Gewisse Ephemeriden, Blattarien.
[3] Locustiden, Grylliden, Hymenoptera Symphyta, viele Hemipteren usw.
[4] Mantiden, Perliden, Ephemeriden.
[5] Orthoptera, Blattaria, tiefstehende Hymenoptera usw.

3. Die Fortpflanzung des Protentomon erfolgt durch Eier, in welchen ein superfizieller Keimstreif angelegt wird. Die Larven verlassen das Ei in relativ vollkommenem Zustande, sind frei beweglich, mit vielgliedrigen Antennen[1], Komplex- und ? Stirnaugen versehen, haben gut entwickelte Mandibeln und tastertragende 1. und 2. Maxillen[2].

Der Thorax trägt seitlich abstehende Tergiterweiterungen, die am 2. und 3. Segmente nach und nach an Größe zunehmen und zu Flügeln werden[3]. 3 homonome Schreitbeinpaare. Abdomen mit der normalen Zahl von Segmenten, welche gleichfalls laterale Tergitfortsätze tragen, das 11. Segment mit vielgliedrigen Cercis[4], das 9. bzw. 8. und 9. mit den Extremitätenhöckern, aus welchen später die Genitalfüße hervor-

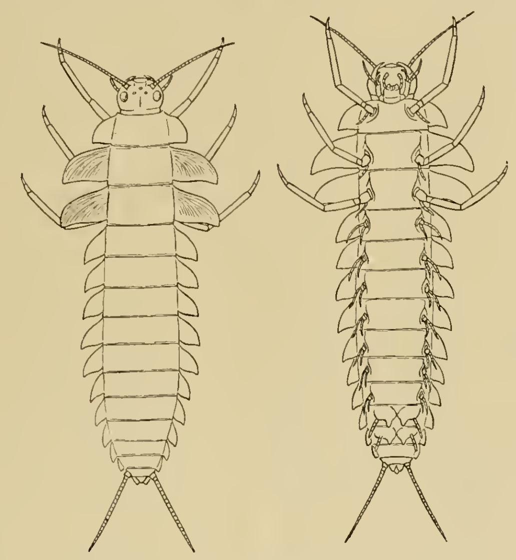


Fig. 242.
Larve des hypothetischen „*Protentomon*". Dorsal- und Ventralansicht. (Original.)

gehen, die vorhergehenden Segmente mit echten gegliederten und vermutlich zweiästigen, als Kiemen funktionierenden Gliedmaßen[5] (Fig. 242). Kein ruhendes Puppenstadium, aber vielleicht eine sogenannte flugfähige „Subimago"[6].

4. Wohl zweifellos gehört das „Prototomon" zu den amphibiotisch lebenden Formen. Die Larve lebt im Wasser, atmet durch Kiemenextremitäten und ist vermutlich räuberisch; die Imago, ein plumper,

[1]) Ephemeriden, Orthopteren, Blattarien usw.
[2]) Ephemeriden, Orthopteren.
[3]) Blattarien.
[4]) Ephemeriden, Perliden, Mantiden.
[5]) Teilweise bei Ephemeriden, Sialiden und Sisyra erhalten.
[6]) Ephemeriden.

ungeschickter Flieger, vielleicht nach Art der Eintagsfliegen nur kurze Zeit lebend und möglicherweise selbst imstande, sich vorübergehend im Wasser aufzuhalten.

5. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß dieses „Protentomon" im Untercarbon oder vielleicht schon im Devon lebte; denn manche von den aus dem unteren und mittleren Obercarbon bekannten zahlreichen Palaeodictyopteren entsprechen wenigstens in Bezug auf die äußere Morphologie ganz auffallend gut den Anforderungen, die wir überhaupt an solche fossile Urformen stellen können. Zudem finden sich diese Fossilen in Ablagerungen, welche außer Landtieren auch aquatische Formen enthalten.

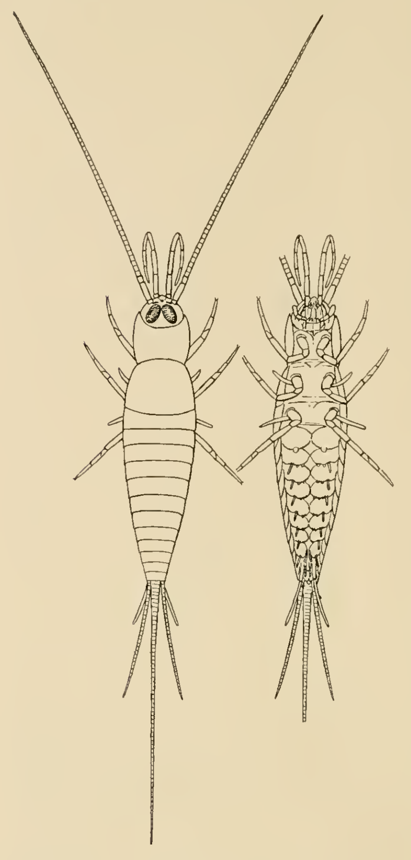


Fig. 243.
Machilis (Thysanura). Dorsal- und Ventralansicht. Etwa × 5. Schematisch. (Original.)

Wir können also wohl mit Recht die Palaeodictyopteren (Fig. 53—68) als Ausgangsgruppe für alle pterygogenen Insekten betrachten.

6. Bevor wir nun den Versuch machen, die Ur-Pterygogenen von hexapoden Apterygogenen abzuleiten, müssen wir uns darüber klar werden, ob diese überhaupt und unbedingt als phylogenetisch einheitliche Gruppe zu betrachten sind. Ohne der im nächsten Abschnitt folgenden eingehenderen Erörterung vorgreifen zu wollen, sei hier nur darauf hingewiesen, daß als Apterygogenea 4 scharf geschiedene Gruppen zusammengefaßt werden: Thysanura, Entotrophi, Protura und Collembola.

a) Thysanura sind Formen mit der für Pterygogenen typischen Segmentzahl, mit Komplexaugen, Ocellen, freien Mundteilen (s. Fig. 22), Spaltfußrudimenten oder Genitalfüßen an allen oder mehreren

Hinterleibsringen, homonom vielgliedrigen Antennen und Cercis, wohlentwickeltem, jenem der Pterygogenen ähnlichem Tracheensystem und Genitalöffnungen im 8. (♀) bzw. 9. (♂) Segmente (s. Fig. 22, 29, 36, 40, 198). (Fig. 243.)

b) Entotrophi (Campodeidae, Japygidae) haben gleichfalls die typische Segmentzahl, aber keine Augen, in den Kopf versenkte, reduzierte Mundteile, Beinrudimente am 1., Spaltfußrudimente an den folgenden Hinterleibssegmenten, segmental getrennte Tracheen mit 2—4 Stigmen im Thorax, homonom vielgliedrige Antennen, Cerci von verschiedener Form und eine Genitalöffnung am 8. (♀, ♂) Segmente. Gonopoden nicht typisch ausgebildet. (Fig. 244, 245.)

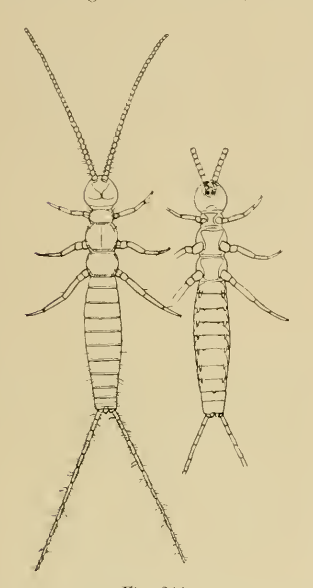


Fig. 244.

Campodea (Entotrophi). Dorsal- und Ventralansicht. Etwa × 6. Schematisch. (Original.) Die Enden der sehr langen Fühler und Cerci sind weggelassen.

c) Protura haben ein 12gliedriges Abdomen mit deutlichem Telson. Die zwei Endglieder gelangen

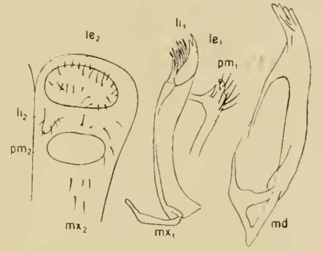


Fig. 245.

Campodea (Entotrophi). Die drei Kiefer stark vergr. (Schematisch nach Stummer.)
md Mandibel; mx_1 1. Maxille; mx_2 2. Maxille; pm_1 Taster der 1. Maxille; le_1 li_1 äußere und innere Lade der 1. Maxille; pm_2 Taster der 2. Maxille; le_2 li_2 äußere und innere Lade der 2. Maxille.

erst während der Larvenperiode zur Ausbildung. Keine Augen, eigenartige spezialisierte Mundorgane, ganz rudimentäre Antennen, Beinrudimente am Abdominalsegment 1—3, entweder keine oder aus zwei thorakalen Stigmen entspringende Tracheen, keine Cerci (?), keine mit jenen der Pterygogenen und Thysanuren vergleichbare Gonopoden und die Genitalöffnung bei ♀ und ♂ im 11. Segmente. (Fig. 246, 247.)

d) Collembola haben ein nur aus 6 Segmenten bestehendes Abdomen mit hoch spezialisierten, aber ganz anders als in den beiden ersten Gruppen gebauten Extremitäten auf den Segmenten 1, 3 und 4, von denen namentlich das letzte aus mehreren Gliedern bestehende Paar (die Springgabel) auffällt, keine Komplexaugen, jenen der Entotrophi ähnliche Mundteile, keine oder nur bei den höchst spezialisierten sehr bescheidene Tracheen mit einem Stigmenpaare hinter dem Kopfe,

heteronom oder oligomer gegliederte Fühler, keine Cerci, eine Genitalöffnung am 5. Segmente. (Fig. 248.)

Es ist also jede der Gruppen in anderer Weise ursprünglich und in anderer Weise hoch spezialisiert. Das Auftreten eines gewiß neu erworbenen Tracheensystems bei der letzten Gruppe, die geringe Zahl der Segmente bei derselben und die ganz abnorme Lage der Geschlechtsöffnung bei den Proturen sind Momente, welche uns den Gedanken nahelegen müssen, daß wenigstens diese beiden Gruppen nicht mit voller Sicherheit als wirklich stammverwandt mit den beiden ersten zu betrachten sind. Viel wahrscheinlicher, aber gleichfalls nicht sicher erwiesen sind nähere phyletische Beziehungen zwischen den beiden ersten Gruppen.

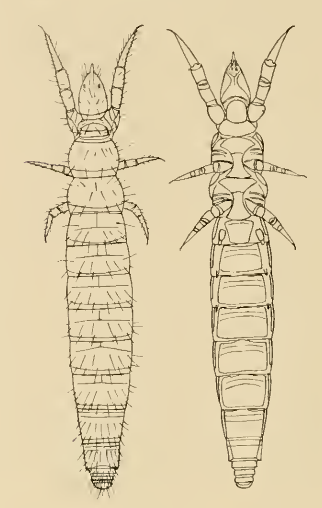


Fig. 246.
Acerentomon Doderoi Silvestri (Protura). Dorsal- und Ventralansicht. × 40. (Schematisch nach Berlese.)



Fig. 247.
Acerentomon Doderoi Silvestri (Protura). Die drei Kiefer × 400. (Schematisch nach Berlese.)
md Mandibel; *mx*₁ 1. Maxille; *mx*₂ 2. Maxille.

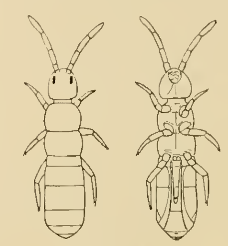


Fig. 248.
Isotoma (Collembola). Dorsal- und Ventralansicht. × 7. (Schematisch nach Tullberg.)

7. Auf die Frage, welche von diesen vier Apterygogenengruppen überhaupt einen Anspruch erheben könnten, als Ahnenformen der Pterygogenea in Betracht zu kommen, gibt es nur eine Antwort: Die Thysanura, und diese nur dann, wenn wir uns dazu verstehen können, die relativ vollkommenen Abdominalbeine der Megalopteren- und gewisser Neuropterenlarven als caenogenetisch zu betrachten.

8. Es drängt sich uns aber nun die Frage auf, ob diese Thysanuren wirklich primär ungeflügelt sind. Ein Beweis für diese Annahme wurde meines Wissens noch nie ernsthaft versucht, wird auch naturgemäß kaum mit Sicherheit direkt zu erbringen sein, denn, wenn auch alle direkten oder indirekten Flugmuskeln völlig fehlen sollten, so ist das noch lange kein Beweis, daß sie nie bei den Vorfahren vorhanden waren. Nichts atrophiert oder verändert sich leichter als ein Muskel. Viel eher dürfte dagegen zu beweisen sein, daß in der Ahnenreihe der Thysanuren geflügelte Formen existierten, und ich will hier nur einen Wink geben, in welcher Richtung sich eine solche Beweisführung bewegen könnte. Dr. K. Sulc machte mich darauf aufmerksam, daß in den Seitenlappen des 2. und 3. Thorakalsegmentes von Lepisma Tracheen verlaufen, welche jenen in jungen Flügelanlagen heterometaboler Insektenlarven auffallend gleichen und sich wenigstens scheinbar mit den einzelnen typischen Flügeladertracheen homologisieren lassen. Ich

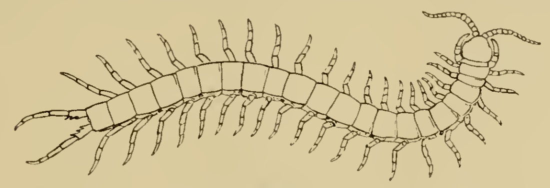


Fig. 249.
Scolopendra (Chilopoda). Nat. Gr. (Schematisch nach Koch.)

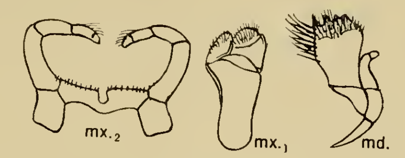


Fig. 250.
Scolopendra (Chilopoda). Die drei Kiefer, stark vergr. (Schematisch nach Heymons.)
md Mandibel; mx_1 1. Maxille; mx_2 2. Maxillen.

habe selbst die betreffenden Präparate untersucht und mich von der vollen Richtigkeit der Angabe überzeugt. Sind nun die betreffenden Seitenlappen Rudimente einstiger Flügel oder sind es nur „Vorläufer“ von Flügeln? Diese Frage bleibt vorläufig offen.

9. Gibt uns die Palaeontologie Aufschluß in der Frage der phyletischen Beziehungen zwischen Pterygogenen und Thysanuren? Streng genommen nicht, denn sie liefert uns vorläufig nur negative Daten, denen in solchen Fällen noch keine Beweiskraft zukommt: Thysanuren wurden erst im Alttertiär nachgewiesen und fehlen bisher in allen älteren Ablagerungen, obwohl dort ähnlich terrestrisch lebende Myriopoden und Arachniden nicht allzu selten und obwohl dort viele recht kleine Arthropoden fossil erhalten sind.

10. Sind die „Myriopoden“ als einheitliche Gruppe aufzufassen? Man unterscheidet gegenwärtig fünf Gruppen von so-

genannten Myriopoden, die sich durch eine Reihe sehr auffallender Merkmale unterscheiden:

A. Chilopoda. Kopf mit vielgliedrigen einfachen Fühlern, eingliedrigen ? tasterlosen Mandibeln, reduzierten tastertragenden 1. und kaulappenlosen tastertragenden 2. Maxillen. 1. Rumpfsegment mit klauenartigen sogenannten Maxillarfüßen, die folgenden 15—173 einfachen Segmente mit homonomen einfachen Beinen. Genitalöffnung vor dem After am Hinterende. Gruppen von Einzelaugen anstelle der Komplexaugen. Tracheen gut entwickelt, Stigmen zahlreich an der Seite, aber meist nicht an allen Segmenten. (Fig. 249, 250.)

B. Schizotarsia. Fühler sehr lang und vielgliedrig, einfach. Mandibeln und 2 Paar Maxillen. Erstes Segment mit klauenartigen Maxillarfüßen, die folgenden 15 Segmente mit einfachen langen Beinen, deren Tarsen in sehr viele Glieder geteilt sind. Diesen 15 Segmenten entsprechen durch Vereinigung der 2/3, 4/5, 6/7, 8/9, 10/11, 12/13, 14/15 nur 8 Tergite! Genitalien am Hinterende. Komplexaugen. Tracheensystem ganz eigenartig: An der Oberseite der ersten 7 Rückenschilder sind unpaare schlitzartige Öffnungen, die in je einen Luftsack führen,

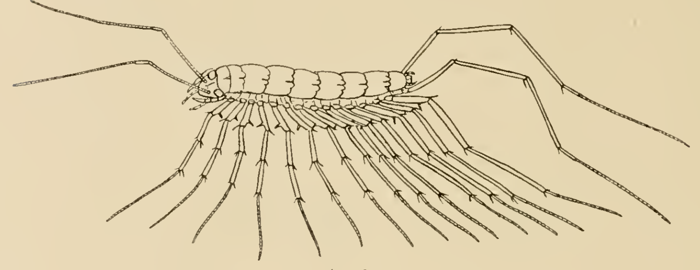


Fig. 251.
Scutigera (Schizotarsia). × 1,3. (Schematisch nach Koch.)

aus dem eine Anzahl kurzer Röhren in den pericardialen Blutraum ziehen. (Fig. 251.)

C. Symphyla. Augenlos, mit einfachen vielgliedrigen Fühlern, Mandibeln und 1 Paar deutlicher Maxillen. Keine klauenartigen Maxillarfüße, sondern nur 12 Beinpaare, die sich auf 23 Segmente verteilen (nach Heymons) und wenigstens zum Teil Coxalanhänge besitzen, die wohl als Exopoditen gedeutet werden können. Endsegment (24.) mit drüsentragenden Extremitätenstummeln. Nur spärliche Tracheen mit einem Stigmenpaare an der Unterseite des Kopfes. Genitalöffnung vor dem 4. Beinpaare. (Fig. 252, 253.)

D. Pauropoda. Augenlos, mit kurzen, nach dem 4. Gliede in zwei mit Borstenfortsätzen versehene Äste gespaltenen Fühlern, 1 Paar Mandibeln, 1 Paar Maxillen. 9 beintragende Segmente, davon 2 und 3, 4 und 5, 6 und 7, 8 und 9 mit gemeinsamen Tergiten. 10. Segment ohne Gliedmaßen. Genitalöffnung an der Basis des 2. Beinpaares. Blutgefäße und Tracheensystem fehlen. (Fig. 254.)

E. Diplopoda. Meist mit gehäuften Einzelaugen an den Seiten des Kopfes. Fühler einfach, weniggliedrig. Mundteile reduziert, aus mehr-

gliedrigen Mandibeln und einem verwachsenen Maxillenpaare bestehend. 1. Rumpfsegment meist ohne Beine, 2., 3. und 4. mit je einem einfachen Beinpaare. Die zahlreichen folgenden Rumpfsegmente mit Ausnahme der letzten beintragend, aber durch die Verschmelzung von je 2 Tergiten zu Doppelsegmenten vereinigt. Genitalöffnung im 3. Rumpfsegmente. Tracheen segmental getrennt, Büschel ohne Anastomosen, mit lateralen Stigmen. (Fig. 255, 256, 257, 258.)

Es dürften bereits diese wenigen Merkmale genügen, um zu zeigen, daß sich keine dieser Gruppen von der anderen ableiten läßt, denn jede ist in anderer Weise hoch spezialisiert.

11. Die Frage, welche von diesen Gruppen bei einer eventuellen Ableitung der Insekten in Betracht käme, ist unschwer zu beantworten, denn die drei progoneaten Gruppen (C. D. E.) mit ihren heteronomen Segmenten kommen a priori nicht in Betracht.

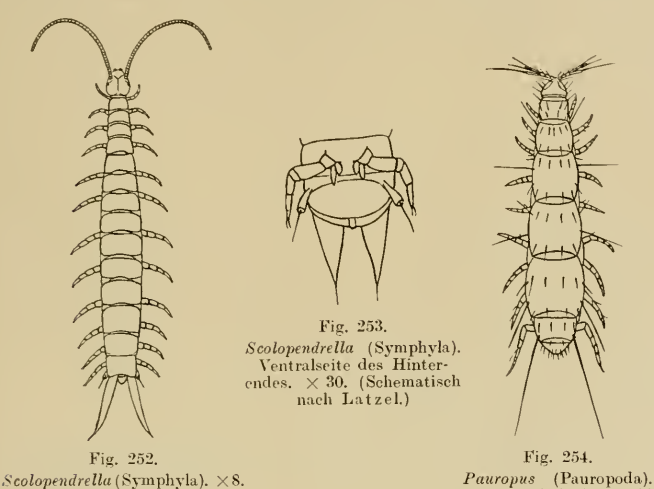


Fig. 252. *Scolopendrella* (Symphyla). × 8. (Schematisch nach Latzel.)

Fig. 253. *Scolopendrella* (Symphyla). Ventralseite des Hinterendes. × 30. (Schematisch nach Latzel.)

Fig. 254. *Pauropus* (Pauropoda). × 40. (Nach Latzel.)

Die Symphylen haben zudem ein ganz anderes Atmungsorgan und keine Augen. Die Schizotarsia (Scutigeriden) haben wohl Lateralaugen, aber dafür die unpaaren dorsalen Tracheenlungen, die man erst verschwinden lassen und durch laterale segmentale Tracheen ersetzen müßte. Auch lassen sich die oligomeren ursprünglichen Tarsen nicht von jenen der Scutigeriden ableiten und die Vorderbeine der Insekten nicht von den Maxillarfüßen. Zu allem Überfluß ist auch bei dieser Gruppe eine Reduktion bzw. Verschmelzung von Terigiten eingetreten. Es bleiben also nur mehr die Chilopoden übrig, doch finden wir auch bei diesen einige Momente, die sie entschieden aus der Ahnenreihe der Insekten ausschließen: Die hoch spezialisierten reduzierten Mundteile, die Maxillarfüße, die rückgebildeten Augen, die Lage der Genitalöffnung, die nicht segmentalen Stigmen nebst anderen Merkmalen, auf die wir hier nicht näher einzugehen brauchen.

Daß jede „Myriopoden“gruppe irgendetwas „Ursprüngliches“ an sich hat, berechtigt uns nicht, sie schon als Ahnenform der Insekten zu betrachten. Doch könnte man hier einwenden, nicht die heutigen Myriopoden, sondern ihre primitiveren Vorfahren seien zugleich auch jene der Insekten gewesen.

12. Was sagt uns die Palaeontologie der Myriopoden? Die ältesten, allerdings noch mangelhaft bekannten Formen stammen aus dem Devon und gehören anscheinend in die Gruppe der Diplopoden, welche später im Obercarbon sehr reich vertreten ist. Man findet neben

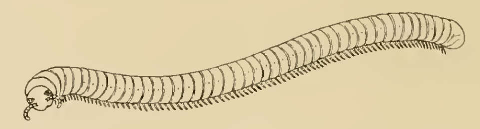


Fig. 255.
Spirobolus (Diplopoda). Nat. Gr. (Schematisch nach Koch.)

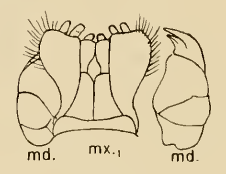


Fig. 256.
Diplopoda. Die beiden Kiefer stark vergr. (Schematisch nach Koch).
md Mandibel; *mx*1 1. Maxillen.



Fig. 258.
Polyxenus (Diplopoda). × 10. (Schematisch nach Latzel.)

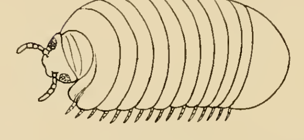


Fig. 257.
Glomeris (Diplopoda). × 5. (Schematisch nach Koch.)

breiten asselförmigen Typen mit deutlich abgesetzten Pleurenplatten an den Segmenten auch schlanke schnurförmige mit und ohne Dornfortsätze auf den Tergiten. Höchst bemerkenswert ist, daß die meisten Arten sehr gut entwickelte große Komplexaugen besitzen, die oft wie bei den Trilobiten auf die Oberfläche des scheibenförmigen Kopfes gerückt sind. Man hat auch mehrgliedrige Mandibeln und Maxillen, Stigmen und Stinkdrüsen aufgefunden. Bei einigen Formen wurden zweierlei Beintypen festgestellt, Schreitbeine und Ruderbeine, bei anderen sitzen distal von den Schreitbeinen bewegliche 1—2gliedrige Griffel und vielleicht auch büschel- oder bläschenartige Kiemen. Es erscheint höchst wahrscheinlich, daß wenigstens einige von diesen Tieren

amphibiotisch lebten. (Archipolypoda Sc.: Euphoberia, Acantherpestes, Pleurojulus usw.). (Fig. 259—262.)

Im Carbon fanden sich auch einige Vertreter der Chilopoden mit einfachen Segmenten und deutlichen Maxillipeden am 1. derselben (Eoscolopendridae Sc.: Eileticus Sc.). Eine Art zeigt deutliche Pleurallappen an den Segmenten (Palenarthrus Sc.).

Auch eine vermutlich zu den Schizotarsiern gehörige Form (Gerascutigeridae Sc.: Latzelia Sc.) lebte schon im Carbon. Es sind an dem Fossil Spuren der unpaaren Dorsal-

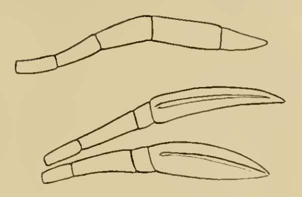


Fig. 260.
Acantherpestes gigas Fritsch (Archipolypoda). Obercarbon. Zweierlei Beinformen. × 2. (Schematisch nach Fritsch.)

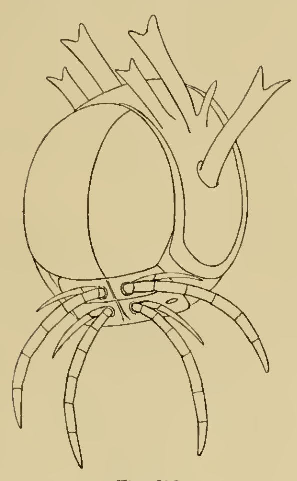


Fig. 259.
Euphoberia varians Fritsch (Archipolypoda). Obercarbon. Rekonstruktion. × 10. (Original.)



Fig. 261.
Acantherpestes ornatus Fritsch (Archipolypoda). Obercarbon. Oberseite des Kopfes. × 3. (Schematisch nach Fritsch.)

stigmen zu sehen, aber die Zahl der Tergite und Sternite soll noch eine übereinstimmende sein.

Auf jeden Fall können wir sagen, daß bis jetzt noch keine fossile Myriopodenform vorliegt, welche uns eine Ableitung der Insekten erleichtern würde, aber auch keine einzige, welche von den Myriopoden zu Peripatus bzw. den Malacopoden (oder Onychophoren) hinüberleiten könnte.

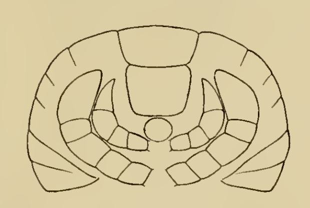


Fig. 262.
Acantherpestes foveolatus Fritsch (Archipolypoda). Obercarbon. Unterseite des Kopfes. × 4. (Schematisch nach Fritsch.)

13. Können die Malacopoden oder Onychophoren überhaupt mit irgendeiner Berechtigung als Ausgangspunkt für die Ableitung der Myriopoden, bzw. der Tracheaten

oder aller Arthropoden herangezogen werden? Es würde den Rahmen dieses Buches überschreiten, wollten wir hier alle Details der Organisation dieser eigenartigen, unter Baumrinde oder Steinen verborgen lebenden Geschöpfe besprechen, doch dürften zur Lösung der uns interessierenden Fragen schon einige wenige Anhaltspunkte genügen (Fig. 263—265):

Der kontinuierliche Hautmuskelschlauch, der nur an den Kiefermuskeln eine Querstreifung erkennen läßt, sonst aber aus glatten Muskelfasern besteht, ist ein ursprünglicher Annelidencharakter, der es schon allein unmöglich macht, die Gruppe von Crustaceen abzuleiten oder gar als Bindeglied zwischen solchen und Myriopoden aufzufassen. Wollte

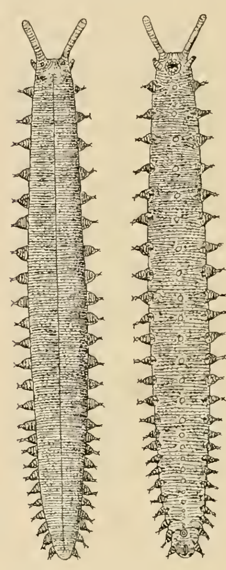


Fig. 263.
Eoperipatus Weldoni Evans (Malacopoda). Dorsal- und Ventralseite. × 1,3. (Schematisch nach Evans.)



Fig. 264.
Eoperipatus Weldoni Evans (Malacopoda). Die beiden Kauplatten des rechten Kiefers, stark vergr. (Schematisch nach Evans.)

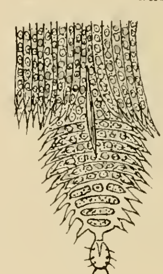


Fig. 265.
Eoperipatus Weldoni Evans (Malacopoda). Unterseite eines Beines, stark vergr. (Schematisch nach Evans.)

man die Peripatiden trotzdem in die Ahnenreihe der Insekten bzw. Myriopoden aufnehmen, so müßte man entweder

a) die Myriopoden-Insektenreihe und die Crustaceenreihe mit all ihren großen Übereinstimmungen, mit all ihren echten Arthropodencharakteren (segmental getrennte quergestreifte Muskeln, deutliche Metamerie des Hautskelettes, deutliche Gliederung der Extremitäten, Napfaugen, Komplexaugen, die typische Ganglienkette usw. usw.) als diphyletisch entstanden betrachten oder

b) die Crustaceenreihe von landbewohnenden tracheaten echten Arthropodenformen ableiten oder

c) die Peripatiden an die Basis der Crustaceenreihe stellen und annehmen, daß ihre Tracheen wieder rückgebildet wurden, daß ihre einfachen Stummelbeine sich in Spaltfüße mit Kiemenanhängen verwandelten usw., um dann bei den aus Crustaceen hervorgegangenen „Tracheaten" abermals dem Landleben „angepaßt" zu werden.

Gegen jede dieser 3 Alternativen muß sich eine vorurteilslose phylogenetische Betrachtungsweise sträuben, selbst auf die Gefahr hin, mit einigen der größten Autoritäten auf zoologischem Gebiete in Konflikt zu geraten.

Peripatus hat ein viel höher spezialisiertes Integument als die Arthropoden, er hat eine durch sekundäre Ringelung verwischte äußere Metamerie, einen Kopfkomplex, den man mit jenem der Arthropoden gar nicht in Vergleich ziehen kann, weil die betreffenden Segmente nicht fest verbunden sind und weil sich deren höchstens 3 an der Bildung dieses Körperabschnittes beteiligen, während bei allen Arthropoden mindestens 6 zu einem festen, vom Rumpfe getrennten Komplexe verbunden sind. Zudem lassen sich die Extremitäten in den beiden Fällen nicht homologisieren. Die Antennen des Peripatus sind wohl Anhänge des 2. Segmentes, welches bei den Arthropoden oft solche gegliederten Anhänge aufweist. Den zweiten und ursprünglich sicher vielgliedrigen gespaltenen Antennen der Arthropoden würden dann das in die Mundhöhle versenkte, aus je zwei Klauen bestehende sogenannte Kieferpaar der Malacopoden entsprechen, den Mandibeln der Crustaceen, Myriopoden und Insekten folgerichtig die Oralpapillen und den oft recht ursprünglichen 1. Maxillen der Arthropoden das 1. stummelförmige Schreitbeinpaar der Peripatiden. Ja nach einer anderen Deutung würden gar die Kiefer von Peripatus den 1. Antennen der Arthropoden entsprechen!

Es ist ganz merkwürdig, welch tiefgreifende und nachhaltige suggestive Wirkung die Atmungsorgane der Malacopoden im Kreise der Zoologen hinterlassen haben; denn im Grunde genommen sind es ja doch nur diese Organe, welche ursprünglich den Gedanken an eine nahe Beziehung zu den Myriopoden und Insekten ausgelöst haben. Man suchte und fand dann noch einige andere Stützpunkte für die Hypothese, an welcher vielfach noch heute festgehalten wird, trotzdem man seither schon erkannt hat, daß das Tracheensystem der Malacopoden mit seinen ungeheuer vielen, über die ganze Haut verteilten winzigen Stigmen und feinen Röhrenbüscheln nichts mit jenem der genannten echten Arthropoden gemein habe und nur als Konvergenzerscheinung zu deuten sei, ebenso wie die strukturell viel ähnlicheren Tracheen der Arachnoiden oder jene gewisser Isopoden und Schnecken!

So wie die Tracheen sind jedenfalls auch die anderen sogenannten Arthropodencharaktere der Peripatiden als Konvergenzen zu deuten: die weitgehende Reduktion des Coeloms nebst der Erweiterung der definitiven Leibeshöhle, die sogenannten „geschlossenen" Nephridien, das sogenannte „offene" oder „lakunäre" Blutgefäßsystem, welches übrigens besonders bei abgeleiteten Arthropoden vorkommt, das in einem Pericardialsinus gelegene Rückengefäß, welches in anderer Weise angelegt wird als bei den Arthropoden, die Speicheldrüsen, deren Homologie mit jenen der Arthropoden noch nicht erwiesen ist.

14. Ist es möglich, die Insekten von irgendeiner heute lebenden Gruppe der Crustaceen abzuleiten?

Bei den höchstentwickelten Crustaceen, den Decapoden, finden wir immer an die 6 dem Insektenkopfe entsprechenden Segmente 8 weitere

angegliedert und zu einem festen Komplexe, dem Cephalothorax, verbunden, an welchen sich ein aus 6 Gliedern und dem Telson bestehendes Abdomen fügt. Es müßten sich also die Segmente des Cephalothorax wieder getrennt und ganz anders gruppiert haben; zudem wäre es schwierig, aus den oft recht reduzierten Maxillipeden der drei ersten Thorakalsegmente die normalen Schreitbeine der Insekten zu machen. Zudem müßte man eine Wanderung der Genitalöffnungen etwa 5 Segmente weit nach hinten annehmen.

An die eigenartig heterom segmentierten Stomatopoden ist aus ähnlichen Gründen nicht zu denken. Auch bei Isopoden und Amphi-

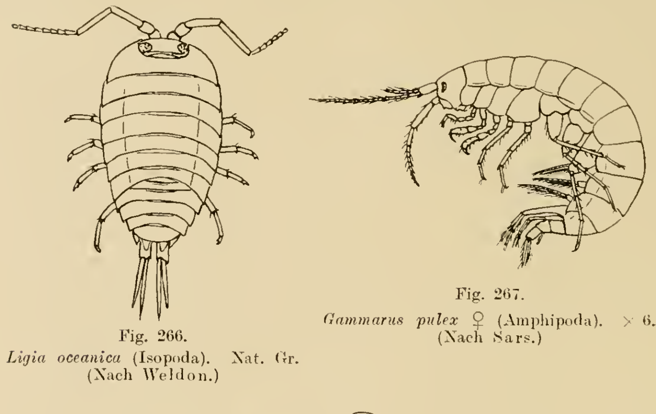


Fig. 266.
Ligia oceanica (Isopoda). Nat. Gr.
(Nach Weldon.)

Fig. 267.
Gammarus pulex ♀ (Amphipoda). × 6.
(Nach Sars.)

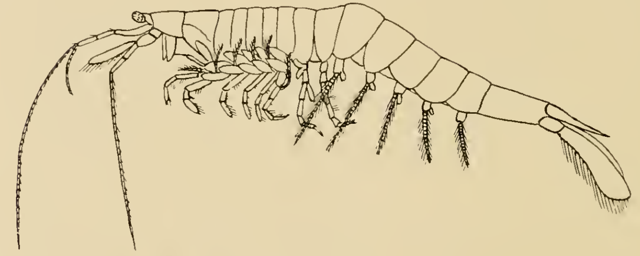


Fig. 268.
Paranaspides lacustris (Syncarida). × 4. (Nach Weldon.)

poden müßten wir an eine neuerliche Loslösung des 1., dem Prothorax der Insekten entsprechenden Segmentes vom Kopfe denken (Fig. 266, 267), mit dem es bei diesen Crustaceen fest verschmolzen ist, und aus den hoch spezialisierten Gliedmaßen dieses und der beiden folgenden Ringe müßten die einfachen ursprünglichen Gangbeine der Insekten abgeleitet werden. Bezüglich der Genitalien verhält es sich wie bei den Dekapoden. Gleiches gilt für alle anderen Malacostraken, für die Cumaceen, Mysideen, Syncariden oder Anomostraken (Fig. 268)

und für die Leptostraken oder Nebalien; und wenn auch ein oder das andere Glied, eine Mandibel od. dergl. eine auffallende Ähnlichkeit mit jener irgendeiner Insektenlarve oder eines Thysanuren zeigen sollte, so darf man deshalb doch nicht alle anderen Bedenken einfach mit Schweigen übergehen (wie es von einer Seite geschehen ist).

An die hoch spezialisierten Cirripedier und Ostracoden dürfte bei der Suche nach Insektenahnen wohl noch niemand gedacht haben, ebensowenig an die Copepoden oder selbst an deren Vorläufer, die Archicopepoden (Fig. 269), und auch mit Recht; denn selbst bei den ursprünglichsten noch lebenden Formen dieser Gruppen finden wir das 1. Thoraxsegment dem Kopfe angegliedert und hinter demselben nur mehr 10 Segmente erhalten, also um 2 weniger als bei Insekten. Es bleiben also nur noch die Phyllopoden übrig, die ja vielfach und mit Recht als eine sehr ursprüngliche Gruppe betrachtet werden, bei welcher die Zahl der Segmente noch nicht fixiert ist. Auch in dieser Gruppe sind es jedoch nur ganz wenige Formen, an welche zu denken wäre, denn die Cladoceren kommen ebensowenig wie die mit Estheria, Limnadia und Apus verwandten, schalentragenden Formen in Betracht. Was übrig bleibt, sind die Branchiopoden, deren Kopfgliedmaßen jedoch durchweg auf einer so hohen Stufe der Spezialisation stehen, daß, ganz abgesehen von den anderen Merkmalen, der Lage der Genitalien usw., eine Ableitung der Insekten ausgeschlossen erscheint. (Fig. 270.)

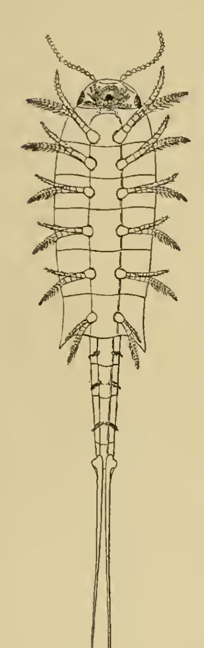


Fig. 269.
Euthycarcinus Kessleri Handl. (Archicopepoda). Trias. Rekonstruktion. × 2. (Original.)

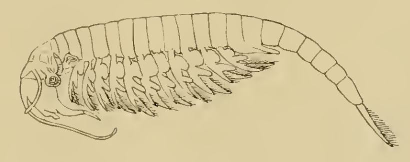


Fig. 270.
Branchipus stagnalis (Phyllopoda). × 5. (Schematisch nach Claus.)

Wir dürfen also bei einer Ableitung der Insekten von Crustaceen nicht an die hochstehenden heute lebenden Formen denken, sondern nur an noch viel ursprünglichere, einfach bzw. allgemeiner organisierte altpalaeozoische Typen.

15. Was müssen wir von der Organisation solcher Ur-Crustaceen voraussetzen?

Sie müssen einen aus 6 verschmolzenen Segmenten zusammengesetzten Kopf mit lateralen Komplexaugen, einfachen homonom segmentierten 1. Fühlern und 4 weiteren aus je 2 Basalgliedern und 2

mehrgliedrigen Ästen bestehenden Gliedmaßenpaaren gehabt haben. An diesen muß sich eine größere, nicht limitierte, aber mindestens 14 betragende Zahl freier Segmente angeschlossen haben, welche mit Spaltfüßen (bzw. Cercis) versehen waren und seitliche pleurale Erweiterungen besaßen. An verschiedenen Segmenten befanden sich offenbar Nephridialorgane. Die Lage der Genitalöffnungen war noch nicht streng fixiert.

16. Die Frage, welche uns bekannte fossile Crustaceengruppe diesem Ideal am besten entspricht, beantwortet sich von selbst: Die Trilobiten, jene uralte, schon im Cambrium außer-

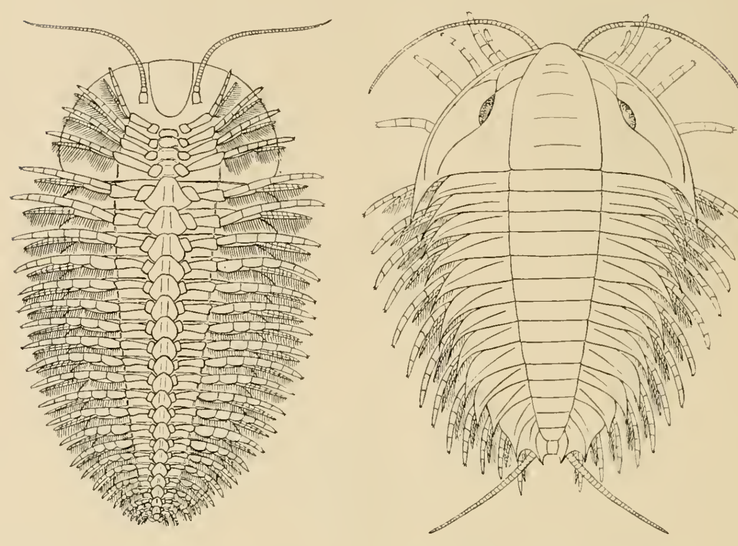


Fig. 271.
Triarthrus Becki Green (Trilobita). Cambrium. Rekonstruktion. × 3. (Original.)

Fig. 272.
Neolenus serratus Romiger (Trilobita). Cambrium. Rekonstruktion. Nat. Gr. (Original.)

ordentlich reich differenzierte Arthropodengruppe, die mit Schluß des Palaeozoikums wieder vom Schauplatz verschwindet, älter und zweifellos ursprünglicher ist als alle anderen Arthropodengruppen, trotzdem sie in Lehrbüchern und Handbüchern noch immer als Seitenast der Phyllopoden angeführt wird. (Fig. 271.) Wir finden unter den Trilobiten solche mit einer geringen Zahl von Segmenten neben solchen mit über 30 postcephalen Ringen, darunter auch eine Art, deren Segmentzahl genau mit jener der Insekten übereinstimmt. Gerade diese (Neolenus serratus Romiger) (Fig. 272) besitzt am präanalen Segmente ein Paar langer einfacher und vielgliedriger Cerci. Wir kennen Trilobiten mit sehr schlankem Körper (Marella splendens Walcott; Fig. 273) und solche, bei denen die Fazettaugen dieselbe Stellung einnehmen wie bei den Insekten

(Aeglina prisca Barr.) (Fig. 274) und bei denen außerdem drei einfache Stirnaugen vorkommen.

Die ersten Antennen der Trilobiten sind einfach und homonom vielgliedrig, die folgenden Kopf- und Rumpfgliedmaßen zweiästig[1]). Die jungen Trilobiten verließen das Ei als oligomere naupliusähnliche Larven, bei denen die Augen noch nicht auf die Oberseite hinaufgerückt waren und die Körpersegmente mit ihren Gliedmaßen erst nach und nach heranwuchsen. In den Pleuralplatten der Trilobiten, die nichts sind als Erweiterungen der Tergite, können wir zwanglos die Vorläufer der Flügel suchen. Es gab unter den Trilobiten sowohl Bewohner der Tiefe als solche der seichten Uferwässer, es gab schwimmende, kriechende und wühlende Formen.

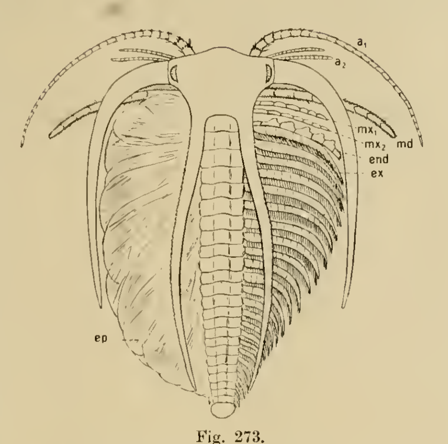


Fig. 273.
Marella splendens Walcott (Trilobita). Cambrium. Rekonstruktion. × 4. (Original.)

a_1 1. (einfache) Antenne; a_2 2. (gespaltene) Antenne; *md* Mandibel; mx_1, mx_2 Maxillen; *end* Endopodit, *ex* Exopodit und *ep* Epipodit der Rumpfgliedmaßen, letztere auf der rechten Seite weggelassen.

17. Ist es möglich, auch alle anderen Entwicklungsreihen der wirklichen Arthropoden oder der für solche gehaltenen Formen von Trilobiten abzuleiten?

a) Bezüglich der Arachnoidenreihe sind die Ansichten der Forscher kaum mehr geteilt. Wir kennen eine Reihe palaeozoischer Typen, welche als Merostomen oder Delo-

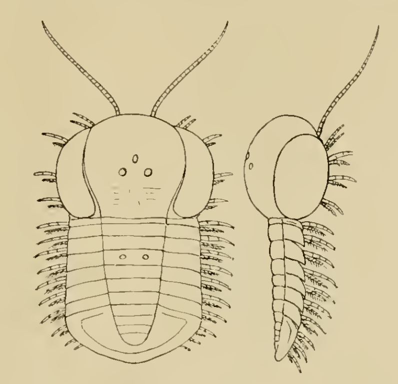


Fig. 274.
Aeglina prisca Barr. (Trilobita). Ordovician. Rücken- und Seitenansicht. × 4. (Schematisch mit Beifügung der hypothetischen Gliedmaßen. (Original.)

[1]) N. Holmgren will die Trilobiten in bezug auf die Zahl der Kopfsegmente mit den Cheliceraten (Arachnoiden, Limulus usw.) in Übereinstimmung bringen und nimmt daher vor den vier zweiästigen Gliedmaßen noch zwei postantennale an, die er als Cheliceren und Pedipalpen anspricht. Für eine solche Annahme spricht keinerlei Tatsache.

branchiaten bezeichnet werden. (Fig. 275—277.) Es sind durch eingezogene Extremitätenkiemen atmende Tiere, bei welchen die Gliede-

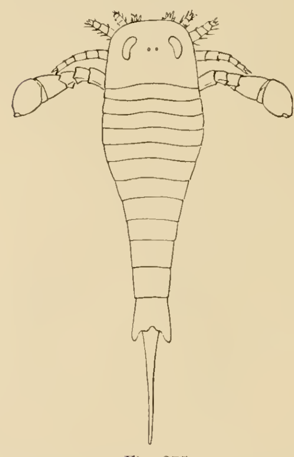


Fig. 275.
Eurypterus Fischeri Eichw. (Merostomata). Obersilur. Oberseite, etwa $^1/_2$ nat. Gr. (Schematisch nach Holm.)

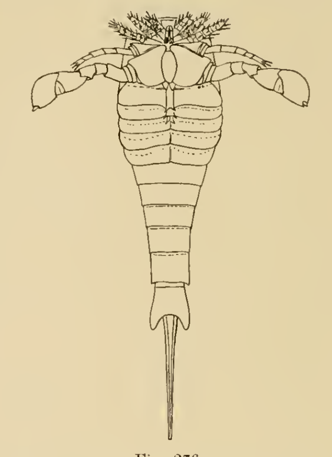


Fig. 276.
Eurypterus Fischeri Eichw. (Merostomata). Obersilur. Unterseite, etwa $^1/_2$ nat. Gr. (Schematisch nach Holm.)

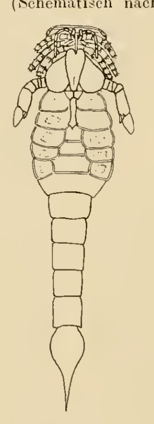


Fig. 277.
Slimonia acuminata Salter (Merostomata). Obersilur. Unterseite, etwa $^1/_{10}$ nat. Gr. (Nach Laurie.)

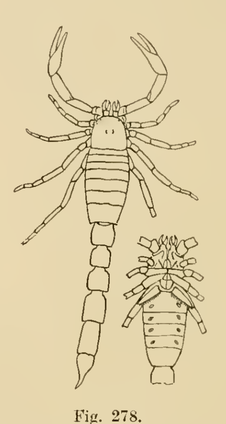


Fig. 278.
Buthus occitanus (Scorpionidea). Ober- und Unterseite. etwa nat. Gr. (Schematisch nach Kräpelin.)

rung des Körpers und die Anhänge des Kopfschildes der Zahl nach genau mit jenen der Skorpione (Fig. 278) übereinstimmen. Dem ur-

sprünglichen Trilobitenkopfe sind hier zwei oder nach Wirén sogar drei Rumpfsegmente einverleibt; die ersten einfachen Antennen sind verschwunden, das nächste (1.) Spaltfußpaar der Trilobiten ist zum Rostrum geworden, und den Mandibeln der Insekten würden die Cheliceren entsprechen.

Man kennt aus dem Cambrium jedoch noch Zwischenformen, die sich eng an Trilobiten schließen, und die ersten einfachen Antennen besitzen überdies an den ersten 10 Rumpfsegmenten noch breite lappige freie Gliedmaßen. Hierher gehört Emeraldella Brooki Walcott (Fig. 279), Vertreter der Ordnung Aglaspina Walc. und Sidneyia Walc., Typus der Ordnung Limulava.

Es wird nicht schwierig sein, die noch heute lebenden branchiaten Xiphosuren (Limulus) (Fig. 280), welche in vieler Beziehung hoch spezialisiert sind, von ursprünglichen Merostomen abzuleiten. Im Zusammenhange mit dem Luftleben sind in dieser Reihe eigenartige Atmungsorgane, Lungen oder Tracheen entstanden.

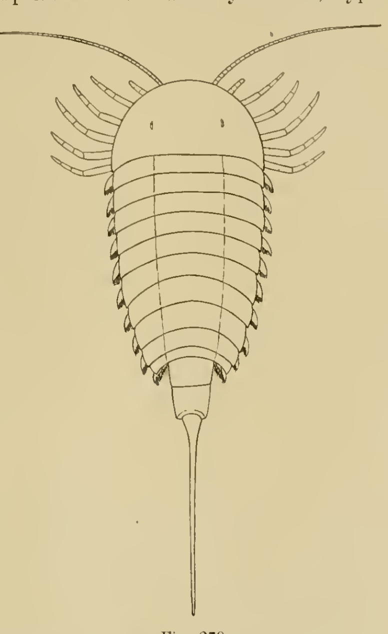


Fig. 279.
Emeraldella Brooki Walcott (Aglaspina). Cambrium. × 1,5. Rekonstr. nach Walcott. (Original.)

b) Auch die Reihe oder, vielleicht besser gesagt, die Reihen der Crustaceen lassen sich zwanglos auf den Trilobitentypus zurückführen. Bei den Phyllopoden, welche vielleicht auf Marelliden oder ähnliche Trilobiten zurückzuführen sein werden, stimmt die Zahl der Kopfsegmente noch mit jener der Trilobiten überein, bei höheren Typen sind ein oder mehrere Segmente dem Kopf angegliedert. Die Homonomie der Segmente und ihrer Anhänge ist in der verschiedensten Weise durchbrochen. Einzelne Formen (Asseln) haben sich dem Landleben angepaßt und tracheenartige Atmungsorgane erworben.

c) Etwas schwieriger erscheint die Ableitung der heute rein terrestrischen und durchweg durch Tracheen atmenden Reihen der „Myriopoden“, namentlich wenn wir immer die extremen Formen wie Geophilus, Julus u. dergl. vor Augen haben. Steigen wir jedoch hinunter in die palaeozoische Periode, so finden wir, wie erwähnt, auch hier Anzeichen dafür, daß die Ahnen der Scolopender und Schnurasseln im Wasser lebten und durch Kiemen atmeten. Wir finden breite Typen mit abgesetzten Pleuralplatten der Tergite, mit gut entwickelten, auf der

Oberseite des scheibenförmigen Kopfes liegenden Komplexaugen, mit Ruderbeinen usw. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die progoneaten und opisthogoneaten Myriopoden ganz selbständige Stämme repräsentieren und daß ihre Luftatmungsorgane, die ja recht verschieden sind, als selbständig entstanden aufzufassen sind.

Auf irgendeine höhere Crustaceengruppe lassen sich die Myriopoden ebensowenig zurückführen als auf die Arachnoidenreihe oder gar auf die apterygogenen Insekten, wie es versucht wurde. Nicht einmal die Symphylen, die wegen ihrer scheinbar geringen Segmentzahl und Hüftgriffel immer wieder mit Thysanuren in Beziehung gebracht werden, gestatten einen solchen Anschluß; denn sie sind progoneat und die Anwesenheit der Hüftgriffel sagt uns höchstens, daß sowohl die Beine von Machilis als jene von Scolopendrella aus Spaltfüßen hervorgegangen sind.

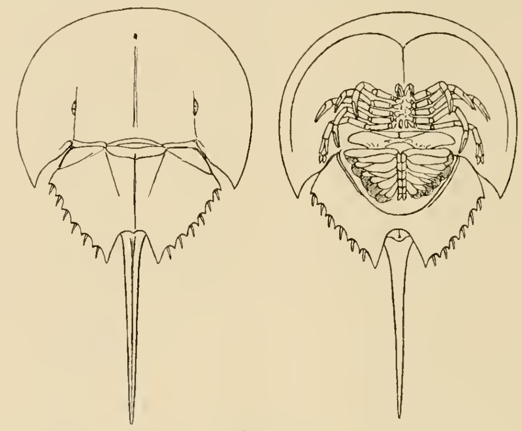


Fig. 280.
Limulus polyphemus (Xiphosura). Ober- und Unterseite. 1/3 nat. Gr. (Schematisch nach Shipley.)

d) Noch immer rätselhaft ist die Gruppe der Pantopoden oder Pycnogoniden, bei welcher das 1. als solches kenntliche Gliedmaßenpaar (Cheliceren) wohl große Ähnlichkeit mit jenem der Arachnoidenreihe erkennen läßt; auch ist in gleicher Weise das Antennensegment der Anhänge beraubt und das darauffolgende nach Wirén zum Rostrum umgewandelt. Die Zahl der Gliedmaßenpaare ist jedoch größer als bei dieser Reihe und die oligomeren Larven scheinen gleichfalls gegen eine Ableitung dieser rein marinen Tiere von noch lebenden Cheliceraten zu sprechen. Vermutlich müssen wir also auf ausgestorbene, noch mit postcephalen Gliedmaßen versehene Ahnen zurückgreifen, die zwischen Emeraldella und den echten Cheliceraten standen und vermutlich schon fühlerlos waren, als noch postcephale freie Gliedmaßen vorhanden waren. (Fig. 281.)

e) Rätselhaft ist die Stellung des nur in einem Exemplare bekannten palaeozoischen Bostrichopus Goldfuß, eines kleinen Tieres mit zahlreichen rankenartigen Gliedmaßen, die an einem kurzen, aus wenigen Segmenten bestehenden Körper sitzen. Wer weiß, ob es sich hier über-

haupt um eine Arthropodenform handelt und nicht vielleicht um den Kopfteil eines Anneliden mit seinen gefiederten Anhängen. (Fig. 282.)

f) Die Tardigraden, welche noch immer in manchen Hand- und Lehrbüchern als Arthropoden und speziell als Seitenast der Arachnoidenreihe vorgestellt werden, erinnern in ihrer Gesamtorganisation an Rädertiere. Ihre Scheinsegmentierung hat nichts mit der Arthropodenstruktur gemein und ihre Gliedmaßen sind kaum mehr als jene der Rädertiere oder Würmer. Die Klauen, welche als Arthropodencharakter betrachtet wurden, sind Homologa der Chaetopodenborsten. (Fig. 283.)

g) Vollkommen ungeklärt sind die verwandtschaftlichen Beziehungen der Pentastomiden oder Linguatuliden, hoch spezialisierter Parasiten, in denen sich in eigentümlicher Weise echte Wurmcharaktere mit wenigstens scheinbaren Arthropodencharakteren vermengen. (Fig. 284.)

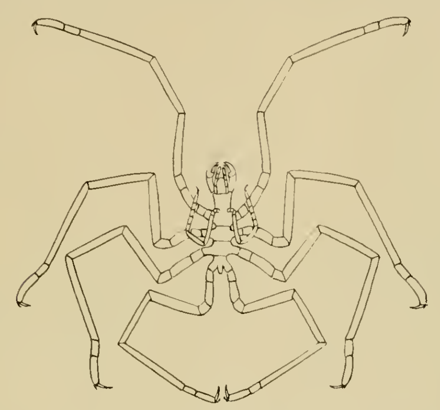


Fig. 281.
Nymphon brevirostre Hodge (Pycnogonidea). Ventralseite. × 4. Schematisch. (Original.)

h) Über die Malacopoden oder Onychophoren wurde bereits oben gesprochen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß diese Gruppe direkt auf Anneliden zurückzuführen ist, unmöglich von irgendwelchen Arthropoden abstammen, anderseits aber infolge ihrer eigentümlichen Spezialisationen auch nicht den Ausgangspunkt für irgendwelche Arthropoden bilden kann. Vielleicht bietet uns die cambrische Annelide Aysheaia pedunculata Walcott einen Anhaltspunkt zur Erledigung der Frage. (Fig. 285.)

i) Einige neuere Hypothesen, die Ableitung der Gordiiden oder Nematomorphen oder gar der Fadenwürmer oder Nematoden von Arthropoden und speziell von Insekten betreffend, können hier wohl als viel zu wenig begründet übergangen werden.

18. Betrachten wir die Trilobiten als Stammgruppe aller echten Arthropoden, so erübrigt noch zu untersuchen, von welchen Tieren sie selbst abstammen. Die Beantwortung dieser Frage dürfte wohl auf keinerlei Schwierigkeiten stoßen; denn der homonom segmentierte Körper mit dorsalem Blutgefäß, Schlundring und vertralem paarigen

Nervensystem, lateralen, noch primitiven, aber schon zweiästigen kiementragenden Gliedmaßen, oligomeren Jugendstadien und einer Tendenz zur Vereinigung mehrerer Segmente (bis zu 6!) mit dem Acron oder primären Kopflappen, mit zahlreichen segmentalen Nephridien — lauter Eigenschaften, welche wir bei den Vorfahren der Trilobiten und aller Arthropoden voraussetzen müssen, finden sich bei den marinen Anneliden, speziell bei den Polychaeten. Zudem ist es heute nachgewiesen, daß allerlei bereits hoch differenzierte Polychaeten schon im Cambrium und selbst noch früher vorhanden waren. (Fig. 286, 287.)

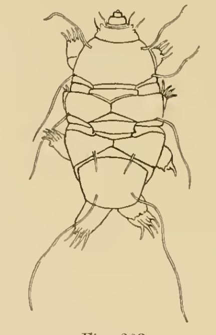


Fig. 283.
Echiniscus testudo C. Sch. (Tardigrada). × 130. (Schematisch nach Doyère.)

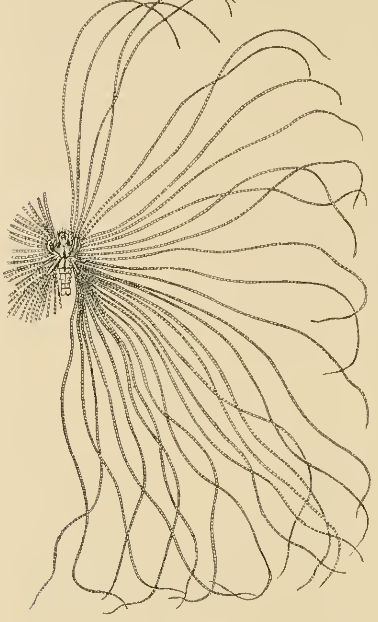


Fig. 282.
Bostrichopus antiquus Goldfuß. Untercarbon. · 3. (Nach Goldfuß unter Weglassung der Extremitäten der linken Seite.

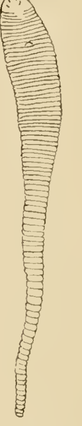


Fig. 284.
Linguatula rhinaria (Linguatulida). Ventralseite, nat. Gr. (Nach Claus-Grobben.)

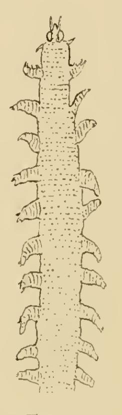


Fig. 285.
Aysheaia pedunculata Walcott (Annelida). Cambrium. × 2. (Schematisch nach Walcott.)

Die festere Verbindung der vorderen Segmente mit dem ursprünglichen Kopfsegmente, die stärkere Ausbildung der Chitincuticula und damit im Zusammenhange der Schwund der Polychaetenborsten und die

bessere Gliederung und Entwicklung der Extremitäten, dadurch bedingt eine schärfere Ausbildung der Ganglien und Auflösung des kontinuierlichen Hautmuskelschlauches in ein segmental getrenntes Muskelsystem mit energischer wirkenden quergestreiften Muskeln und die Entwicklung der Komplexaugen — durchweg erklärliche Vorgänge — bedeuten so ziemlich das Um und Auf der Unterschiede zwischen Anneliden und Ur-Arthropoden.

Fig. 286.
Lopadorhynchus Krohnii Clap. (Annelida). × 2.5. Dorsalansicht. (Schematisch nach Kleinenberg.)

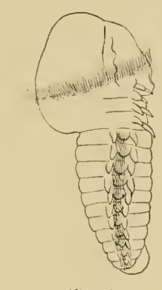


Fig. 287.
Lopadorhynchus (Annelida). Seitenansicht eines Larvenstadiums, stark vergr. (Schematisch nach Kleinenberg.)

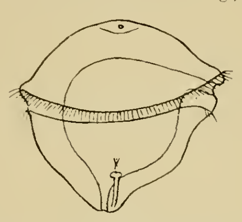


Fig. 288.
Trochophoralarve von *Polygordius* (Annelida). Stark vergr. (Schematisch nach Hatschek.)

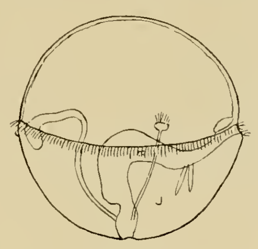


Fig. 289.
Trochosphaera aequatorialis Semper ♀ (Rotatoria). Stark vergr. (Schematisch nach Semper.)

19. Daß die ursprünglichen Anneliden auf rotatorienähnliche Ahnen zurückzuführen sein dürften, können wir wohl bei der weitgehenden Übereinstimmung der ursprünglichen Larve ersterer mit reifen Formen letzterer (Trochophoralarve mit Trochosphaera) als ziemlich wahrscheinlich annehmen. (Fig. 288, 289.)

Über die Vorgeschichte der Rotatorien bzw. der Ur-Trochophoren selbst sind wir jedoch noch völlig im unklaren, und alle Versuche, bei noch heute lebenden Formen einen Anschluß zu finden, sei es nun bei Medusen, Ctenophoren oder Turbellarien, sind vorläufig nichts als mehr oder minder geistvolle Hypothesen.

20. Der in den obigen Ausführungen verfolgte Gedankengang führt zu einer monophyletischen Ableitung der Arthropoden, aber zur Annahme einer heterophyletischen Entstehung der „Tracheen". Stehen nun dieser letzteren Annahme begründete Bedenken entgegen?

Ich glaube kaum, denn schon eine flüchtige Revision dieser Bildungen, die im Prinzipe immer auf einer röhrenförmigen Einstülpung der äußeren Haut beruhen, welche in den sogenannten Stigmen ihren Ausgangspunkt nimmt, zeigt uns, daß es sich um recht verschiedene Bildungen handelt, welche nur dann als homolog bezeichnet werden können, wenn die Einstülpung wenigstens auf homologen Teilen homologer Segmente entstanden ist. Niemand wird eine Ausstülpung (z. B. Kieme) des Sternums des 1. Thorakalsegmentes eines Insektes mit einer solchen des Hüftgliedes des 3. Hinterleibssegmentes oder des Tergiten des 4. Hinterleibsringes für homolog erklären. Warum soll es sich mit Einstülpungen anders verhalten?

Schon lange ist man einig, jene Tracheen, welche auf einem auch bei den Insekten tracheenführenden abdominalen Segmente der echten Spinnen vorkommen und welche ganz ähnlich wie jene der Insekten aus einem mit einem Spiralfaden versehenen verzweigten Hauptstamme bestehen, als selbständige Erwerbungen der Arachnoiden zu betrachten. Man wird auch ohne weiteres zustimmen, das hinter den Hüften des 2. Beinpaares (also dem 2. Maxillenpaare der Insekten entsprechend) gelegene Stigmenpaar der Solifugen als eigene selbständige Bildung zu betrachten. Bei Chernetiden kommen laterale Stigmen des 1. und 2. Abdominalsegmentes vor, welche man eventuell mit jenen des 3. thorakalen und 1. abdominalen Stigmenpaares der Insekten der Lage nach homologisieren könnte. Doch fällt dies niemandem ein, denn es handelt sich ja um eine Spinne, deren Tracheen nun einmal als selbständige Erwerbungen legitimiert worden sind. Bei den Podogonen liegt ein Stigmenpaar über den Coxen des 3. Beinpaares, also dem Prothorax der Insekten entsprechend; bei den Phalangiden liegen die Stigmen zur Abwechslung im Bereiche des 4. Beinpaares und auf den Beinen, und bei den Milben liegen sie entweder vorn im rüsselartigen Fortsatze des Kopfes oder nahe der Wurzel der Beine oder endlich in Vierzahl auf der Oberseite des Hinterleibes.

Bei Isopoden (Crustaceen) finden sich tracheenartige Einstülpungen an gewissen Beingliedern — niemand hat sie für homolog mit jenen der Insekten gehalten. Ebensowenig dürfte wohl an eine Homologisierung der bei Schnecken (Aphrothoraca) vorkommenden Tracheen mit solchen der Arthropoden gedacht werden.

In neuerer Zeit gesteht man auch schon zu, daß die zahllosen winzigen, über die Haut der Malacopoden (Onychophoren) verteilten Luftlöcher mit ihren eigentümlichen Tracheen eine selbständige Bildung sind, und drückt dies sogar systematisch aus, indem man die Malacopoden als „Protracheata" in einen Gegensatz zu den „Eutracheata" bringt, welch letztere alle Myriopoden, Apterygogenen und Pterygogenen umfassen.

Wir haben also mindestens schon 10 Beispiele für eine heterophyletische Entstehung. Warum sollen nun die eigenartigen Tracheen, welche aus einem an den Seiten des Kopfes liegenden Stigmenpaare der Symphylen entspringen, ferner jene, welche bei Sminthurus unmittelbar hinter dem Kopfe liegen, mit denen der echten Insekten, die mit so unglaublicher Konstanz immer gerade an den Seiten des

2. und 3. thorakalen und 1. bis 8. abdominalen, also des 2. bis 10. postcephalen Segmentes auftreten, homolog sein? Auch bei den Entotrophi (Campodea, Japyx) sprechen einige Momente dafür, daß die Atmungsorgane selbständig entstanden sein können, denn es sind in einem Falle nur drei thorakale Stigmenpaare, im anderen 2—4 thorakale und 7 abdominale vorhanden. Protura haben manchmal 2 thorakale Stigmenpaare. Die merkwürdigen Atmungsorgane der Scutigeriden mit ihren unpaaren, mitten am Rücken liegenden Stigmen werden sich wohl auch schwer mit jenen der Pterygogenen identifizieren lassen.

Es bleiben also noch die Atmungsorgane der Dilopoden und Chilopoden übrig, von denen erstere in der Struktur und in der Lage der Stigmenöffnungen stark von dem Insektentypus abweichen, letztere allerdings eine größere Übereinstimmung erkennen lassen. Doch möchte ich auch hier darauf hingewiesen haben, daß gerade bei jenen Chilopoden, die ihrer Segmentzahl nach eventuell als Ahnen der Pterygogenen in Betracht kommen könnten, die Verteilung der Stigmen eine ganz andere ist. Während bei den Insekten die Stigmen den postcephalen Segmenten 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11 angehören, finden wir sie bei Lithobius, Scolopendra usw. auf 3, 5, 8, 10, 12, 14, eventuell noch 16, 18 und 20. Bei Geophiliden hat jedes von den vielen Segmenten mit Ausnahme des 1. und letzten sein Stigmenpaar, also bis über 170 Paare.

Nur die Thysanuren stimmen auffallend mit den Pterygogenen überein, ansonsten erscheint mir aber eine Gruppe Eutracheata nicht begründet zu sein.

Bemerkungen zu der umstehenden schematischen Darstellung der Segmenthomologien verschiedener Gliedertiere.

Die Zahlen links bezeichnen die einzelnen Metameren: 1, 2 die beiden vor dem Schlund gelegenen ursprünglichen Kopfsegmente, 3—6 die schon bei manchen Anneliden sekundär dem Kopfe angelagerten, die auch bei Trilobiten, Myriopoden s. l., Insekten und primitiven Crustaceen den Kopfteil abschließen. In verschiedenen Reihen kommt es zur Angliederung weiterer Segmente.

——^—— bezeichnet die vollkommen und fest zu einem Komplexe verbundenen Segmente.

----------- bezeichnet die nur lose verbundenen Segmente verschiedener postcephaler charakteristischer Komplexe.

A_1 = vordere oder 1. Antennen (immer einfach),
A_2 = hintere oder 2. Antennen (fast immer zweiästig),
B = einfaches Bein,
Ci = Cerci,
Co = Coxalorgan oder Hüftgriffel = Überbleibsel eines 2. Beinastes.
Go = Genitalöffnung,
Gp = Gonopoden,
Md = Mandibel,
Mx_1 = 1. Maxillen,
Mx_2 = 2. Maxillen,
N = Nephridium bzw. Coxaldrüse,
O = Augen,
r = Rudiment,
Sp = Spaltfuß bzw. zweiästiges Bein,
St = Stigma,
T = Telson.

Metamer	Polychaeten	Malacopoden (Peripatus)	Ursprüngl. Trilobiten	Trilobit Neolenus	Insekten: Protentomon-Larve (hypothetisch)	Protentomon-Imago (ursprüngl. Insekt)	Höhere Pterygogenen	Thysanuren	Proturen	Collembolen
1	O Präant.	(O Präant.)	O	O	O	O	O	O	—	Or
2	A_1 (Palpen)	A_1	A_1	A_1	A_1	A_1	A_1	A_1	A_1 r	A_1
3	(manchmal) Sp N	Kiefer	Sp N	Sp N	—	—	—	—	—	—
4	" "	Oralp. N	" "	" "	Md	Md	Md	Md	Md	Md
5	" "	B N	" "	" "	Mx_1	Mx_1	Mx_1	Mx_1	Mx_1	Mx_1
6	" "	" "	" "	" "	Mx_2	Mx_2	Mx_2	Mx_2	Mx_2	Mx_2
7	" "	" "	" "	" "	B + Co	B + Co	B	B + Co	B	B
8	" "	" "	" "	" "	"	" St	" St	" St	" St	"
9	" "	" "	" "	" "	"	" "	" "	" "	" St	"
10	" "	" "	" "	" "	Sp	— "	— "	Br + Co St	Br	Br
11	" "	" "	" "	" "	"	— "	— "	"	"	—
12	" "	" "	" "	" "	"	— "	— "	"	"	Br
13	" "	" "	" "	" "	"	— "	— "	"	—	Springgabel
14	" "	" "	" "	" "	"	— "	— "	"	—	—
15	" "	" "	" "	" "	"	— "	— "	"	—	Go
16	" "	" "	" "	" "	" N	— "	— "	"	—	T
17	" "	" "	" "	" "	" "	Gp Go ♀ St	Gp Go ♀ St	Gp Go ♀ St	—	
18	" "	" "	" "	" "	" "	" " ♂	" " ♂	" " ♂ "	—	
19	" "	" "	" "	" "	" N?	—	(rudim.)	—	—	
20	" "	" "	" "	Ci "	Ci	Ci	"	Ci	Go ♂ ♀	
21	" "	" "	" "	T	T	T	T	T	T	
22	" "	" "	" "							
23	" "	" "	" "							
24	" "	" "	" "							
25	" "	" "	" "							
26	" "	" "	" "							
. . . . .	bis x	bis 45	bis x							
.	x T	46 Go T	x T							

Metamer	Myriopoden								
	Lithobiiden	Scolopendriden	Geophiliden	Schizotarsia (Scutigeriden)	Symphylen (Scolopendrellen)	Typische Diplopoden	Glomeriden	Polyxeniden	Pauropoden
1	O	O	—	O	—	O	O	O	
2	A_1	A_1	A_1	A_1	A_1	A_1	A_1	A_1	A_1 —
3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	Md	Md	Md	Md	Md St	Md	Md	Md	Md
5	Mx_1	Mx_1	Mx_1	Mx_1	Mx_1	Mx_1	Mx_1	Mx_1	Mx_1 r
6	Mx_2	Mx_2	Mx_2	Mx_2	—	—	—	—	—
7	Maxillip. N	Maxillip. N	Maxillip. N	Maxillip. N	B + Co	B St	B	B	B
8	B	B	B St	B	—	„ „	„ St	„ St	„ Go
9	„ St	„ St	„ „	„ St	B + Co Go	Go „	Go „	(B) Go „	„
10	„ —	„ —	„ „	„	—	B „	B „	B „	„
11	„ St	„ St	„ „	„ St	B + Co	„ „	„ „	„ „	„
12	„ —	„ —	„ „	„	—	„ „	„ „	„ „	„
13	„ —	„ —	„ „	„ St	B + Co	„ „	„ „	„ „	„
14	„ St	„ St	„ „	„	—	„ „	„ „	„ „	„
15	„ —	„ —	„ „	„ St	B + Co	„ „	„ „	„ „	„
16	„ St	„ St	„ „	„	—	„ „	„ „	„ „	—
17	„ —	„ —	„ „	„ St	B + Co	„ „	„ „	„ „	T
18	„ St	„ St	„ „	„	—	„ „	„ „	„ „	
19	„ —	„ —	„ „	„ St	B + Co	„ „	„ „	„ „	
20	„ St	„ St	„ „	„	—	„ „	„ „	—	
21	„ —	„ —	„ „	„ St	B + Co	„ „	„ „	T	
22	„ —	„ St	„ „	„	—	„ „	„ „		
23	Go	„ —	„ „	Go	B + Co	„ „	„ „		
24	T	„ St	„ „	T	—	„ „	„ „		
25		„ —	„ „		B + Co	„ „	„ „		
26		„ St	„ „		—	„ „	— T		
. . . . .		. . bis 30 . .	. . bis 180 . .		. . bis 29 . .	. . bis 139 . .			
.		31 Go T	181 Go T		30 Ci T	140 — T			

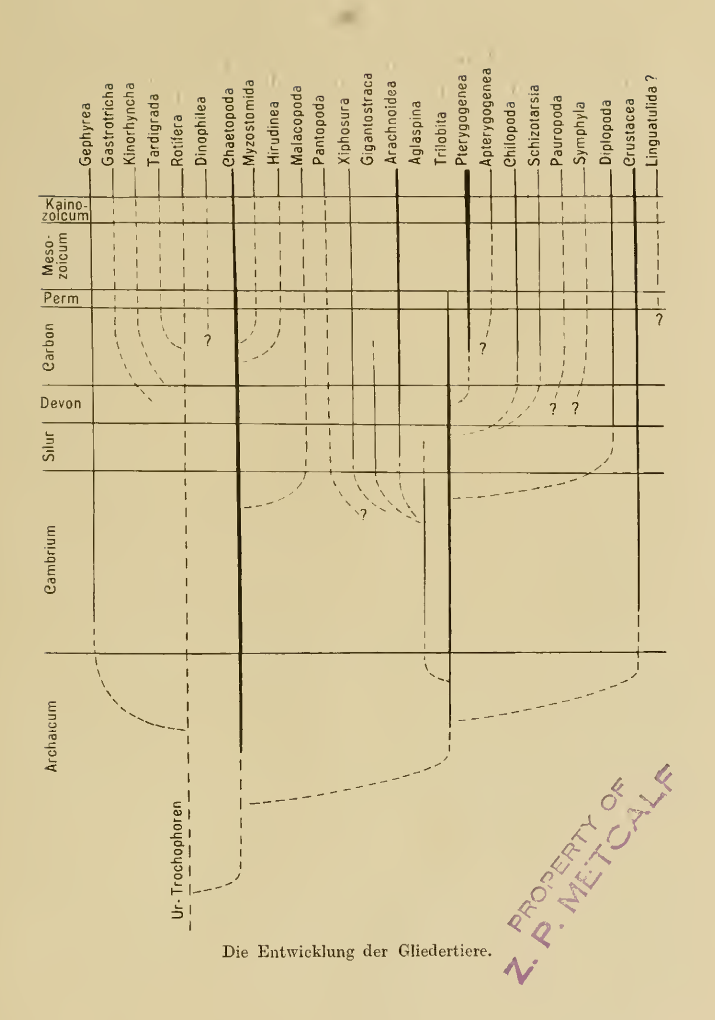
Metamer	Crustaceen											
	Branchipus	Apus	Ostracoden	Copepoden	Syncariden (Anomostraken)	Nebalia	Mysideen	Höhere Dekapoden	Isopoden	Amphipoden	Stomatopoden	Nauplius
1	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O
2	A_1	A_1	A_1 r	A_1	A_1	A_1	A_1	A_1	A_1	A_1	A_1	A_1
3	A_2 (N)	A_2 (N)	A_2 (N)	A_2 (N)	A_2 N	A_2 N	A_2 (N)	A_2 N	A_2 N	A_2 N	A_2 N	A_2 N
4	Md	Md	Md	Md	Md	Md	Md	Md	Md	Md	Md	Md
5	Mx_1	Mx_1	Mx_1	Mx_1	Mx_1	Mx_1	Mx_1	Mx_1	Mx_1	Mx_1	Mx_1	T
6	Mx_2 (N)	Mx_2 r N	Mx_2 N	Mx_2 N	Mx_2 (N)	Mx_2 (N)	Mx_2 (N)	Mx_2 (N)	Mx_2 N	Mx_2 N	Mx_2 (N)	
7	Sp	Sp	Putzfuß	Maxillip.	Sp	Sp	Maxillip.	Maxillip. 1	Maxillip.	Maxillip.	Maxillip.	
8	"	"	Sp Go	Sp	"	"	Sp	" 2	B (Schere)	B	"	
9	"	"	T	"	"	"	"	" 3	"	"	"	
10	"	"		"	"	"	"	B (Schere)	"	"	"	
11	"	"		"	"	"	"	"	"	"	"	
12	"	"		"	" Go ♀	" Go ♀	" Go ♀	" Go ♀	" Go ♀	" Go ♀	Sp Go ♀	
13	"	"		— Go	"	"	"	"	"	"	"	
14	"	"		—	" od. B Go ♂	" " ♂	" " ♂	" " ♂	" " ♂	" " ♂	" " ♂	
15	"	"		—	Sp	"	"	Sp	Sp	Sp	"	
16	"	"		—	"	"	"	"	"	"	"	
17	"	" Go		Furca	"	"	"	"	"	"	"	
18	Go	"			"	"	"	"	"	"	"	
19	—	"			"	Spr	"	"	"	"	"	
20	—	"			"	"	"	"	"	"	"	
21	—	"			T	—	T	T	T	T	T	
22	—	"				—						
23	—	"				T						
24	—	"										
25	—	"										
26	T	"										
.		.										
.		.										
.		.										
.		.										
.		.										
.		36 Ci T										

Metamer	Emeraldella	Cheliceraten								
		Limuliden	Eurypteriden	Skorpione	Solpugen	Chernetiden	Echte Spinnen	Acariden (Ixodes)	Pantopoden	Pantopoden-Larve
1	O	O	O	O	O	O	O	—	O	O
2	A_1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	B (Rostr.)	Rostrum	Rostrum	Rostrum	Rostrum	Rostrum	Rostrum	Rostrum	Rostrum	Rostrum
4	B Chelic.) N	Chelic.	Chelic.	Chelic.	Chelic.	Chelic.	Chelic.	Chelic.	Chelic.	Chelic.
5	B (Pedip.) N	Pedip. N	Pedip.	Pedip.	Pedip.	Pedip.	Pedip.	Pedip.	Pedip.	Pedip.
6	B N	B N	B	B	B N	B	B	B St	Palpr.	Palp.
7	" "	" "	"	"	" St	"	"	" (St)	B (Eiertr.)	B (Eiertr.)
8	" "	" "	"	" N	" N	" N	" N	"	" Go	T
9	" "	" (Ruder)	" (Ruder)	"	"	"	"	"	" "	
10	Sp "	Gp Go	Gp Go	Go	— Go	Go St	Go	Go	" "	
11	" "	Branchip.	Branchip.	Gp	— St	— St	Lungen St	—	" "	
12	" "	"	"	Lungen	— St	—	— "	—	" "	
13	" "	"	"	"	— (St)	—	Spinnwarz.	—	—	
14	" "	"	"	"	—	—	"	—	T	
15	" "	"	"	"	—	—	—	—		
16	" "	—	—	—	—	—	—	—		
17	" "	—	—	—	—	—	—	—		
18	" "	—	—	—	—	—	—	—		
19	" "	—	—	—	—	—	?	?		
20	—	—	—	—	T	—				
21	—	—	—	—		—				
22	T	T	T	T		T				
23										
24										
25										
26										
.										
.										
.										
.										
.										
.										

Bei den Formen von Emeraldella bis zu den Pantopoden habe ich mich an die Ausführungen von Einar Wirén (1918) gehalten und das vor den Cheliceren gelegene Segment als selbständiges postantennales Metamer aufgefaßt, so daß dem „Cephalothorax" nun ein Segment mehr zukommt, als früher meist angenommen wurde. Sollte sich diese Deutung als irrig erweisen, so müßten eben alle Segmente von den Cheliceren an um eine Nummer vorgeschoben werden. Bezüglich des Kopfes der Trilobiten kann ich mich mit Holmgrens Hypothese nicht befreunden. für welche bisher keine positiven Anhaltspunkte vorliegen. Ich sehe gar keinen Grund zu der Annahme, daß hier vor den vier Spaltfußpaaren noch zwei postantennale Segmente mit modifizierten Gliedmaßen existierten.

Zusammenfassung.

Unsere Betrachtungsweise führt zu dem Schlusse, daß die geflügelten Insekten oder Pterygogenea nicht auf dem Wege über die Apterygogenea aus Myriopoden hervorgegangen sind und auch nicht aus höheren Crustaceen, sondern aus tiefstehenden, direkt aus Polychaeten entstandenen Branchiaten, aus Trilobiten. Diese ursprünglich organisierte Gruppe bildet gleichzeitig den Ausgangspunkt für die Reihen der Myriopoden, Arachnoiden und Crustaceen. Malacopoden oder Onychophoren sind ein hoch spezialisiertes Seitenglied der Anneliden, welches einige auf Konvergenz beruhende Ähnlichkeiten mit Arthropoden aufweist. Die Tardigraden gehen so wie die Anneliden auf rotatorienähnliche Ahnen zurück, haben aber mit Arthropoden nichts weiter gemein. Die Pantopoden sind Arthropoden, deren Wurzel mit jener der Arachnoiden zusammenfällt. Die Pentastomiden bilden eine noch rätselhafte Gruppe, die aber jedenfalls nicht von hoch spezialisierten Arthropoden abgeleitet werden kann. Bostrichopus bleibt rätselhaft. Von den Apterygogenen sind die Thysanuren offenbar mit Pterygogenen nahe verwandt und entsprechen vielleicht geschlechtsreif gewordenen primitiven Pterygogenenlarven. Die Beziehungen, in welchen die übrigen Apterygogenengruppen zu den Thysanuren bzw. Pterygogenen stehen, sind noch immer nicht geklärt, doch steht fest, daß es sich bei ihnen höchstens um eine auf Deszendenz, aber nicht auf Aszendenz beruhende Verwandtschaft handeln kann.



Die Entwicklung der Gliedertiere.

III. Die Stammesgeschichte der Insektenordnungen[1]).

A. Pterygogenea.

Ein Zweifel an der direkten oder indirekten Abstammung aller Pterygogenen von Palaeodictyopteren erscheint mir nach den in den vorigen Abschnitten erörterten Ergebnissen der Palaeontologie und Morphologie kaum mehr statthaft. Ich halte daher die monophyletische Entstehung aller echten Insekten für hinlänglich durch Tatsachen belegt und für keiner weiteren Diskussion bedürftig.

1. Ephemerida. (Fig. 39, 70, 71.) Trotz der vielfach hohen Spezialisierung unserer heute lebenden Eintagsfliegen, welche sich namentlich in der Reduktion der imaginalen Mundteile, in der Bildung der Fühler und Augen sowie in der stark hervortretenden Tendenz zu einer Rückbildung der Hinterflügel und Vereinfachung des Geäders äußert, sind gerade in dieser Gruppe noch so viele ursprüngliche Charaktere erhalten. die eine Ableitung von irgendeiner anderen rezenten Insektenordnung ausschließen. Daß die Ephemeriden eine ursprünglich amphibiotische Gruppe sind, ergibt sich aus den echten larvalen Kiemenextremitäten, von denen bei alten fossilen Formen (Fig. 71) noch eine größere Zahl vorhanden war als bei ihren Epigonen. Noch im Mesozoikum herrschen gleichflügelige Typen vor, und im Palaeozoikum finden wir eine Reihe von Übergängen, die uns durch Vermittlung der carbonischen Protephemeride *Triplosoba* (Fig. 69) direkt auf die Palaeodictyopteren, und zwar vermutlich auf Typen aus der Verwandtschaft der Spilapteriden (Fig. 63, 64) führen.

2. Odonata. Auch diese Ordnung läßt sich unmöglich von irgendeiner anderen rezenten ableiten und ist zweifellos primär amphibiotisch. Von den heute lebenden Hauptgruppen ist offenbar jene der in einem einzigen Relikte erhaltenen Anisozygoptera (Fig. 133—137, 199) die ursprünglichste und der Ausgangspunkt für die beiden anderen (Zygoptera [Fig. 140, 141, 200] und Anisoptera [Fig. 138, 139, 201]). Diese Ansicht wird durch die palaeontologische Statistik vollkommen bewiesen. Von den ursprünglichsten mesozoischen Anisozygopteren zu den palaeozoischen Protodonaten ist nur ein Schritt. Unter den carbonischen Protodonaten (Fig. 72) dürften die leider noch zu unvollständig bekannten Protagrioniden jene sein, welche geradezu den Übergang zu den Palaeodictyopteren vermitteln.

3. Perlariae. (Fig. 19, 20, 21, 143.) Höchst wahrscheinlich auch primär amphibiotisch, aber von keiner der beiden vorhergehenden Gruppen abzuleiten. Der Versuch eines Anschlusses an irgendwelche andere rezente Ordnungen führt zu keinem positiven Resultate; denn selbst die ursprünglichsten Formen der Orthopteren oder Blattarienreihe sind höher und in ganz anderer Richtung spezialisiert als die im allgemeinen noch heute auf recht tiefer Stufe stehenden Perlarien, die sich seit dem Palaeozoikum anscheinend nur wenig verändert haben.

[1]) In bezug auf die ausführliche Begründung meiner hier ausgesprochenen Ansichten verweise ich auf früher erschienene Publikationen, in erster Linie auf mein Handbuch „Die fossilen Insekten". Es hat sich seither so wenig an den Fragen geändert, daß eine neue eingehende Behandlung des Stoffes nur Wiederholung bereits bekannter Dinge wäre.

Unter den noch näher zu untersuchenden sogenannten Protorthopteren der Permformation werden sich vielleicht Ahnenformen der Perlarien finden. Bis jetzt fehlt aber noch eine deutlich nachweisbare Brücke zwischen ihnen und Palaeodictyopteren; aber wir können nicht leugnen, daß eventuell eine solche unter den Protorthopteren oder ähnlichen Typen gefunden werden kann, sicher aber nicht unter den Protephemeriden oder Protodonaten. Eine Gruppe „Amphibiotica", wie sie von vielen Autoren für die drei eben behandelten Ordnungen angenommen wird, erscheint mir vom phylogenetischen Standpunkte aus daher nicht berechtigt.

4. **Embiodea.** Eine rein terrestrische Gruppe mit ausgesprochenem Reliktcharakter, in eigenartiger Richtung hoch spezialisiert, aber nebenbei doch noch viele ursprüngliche Züge aufweisend, so daß man sie nicht von einer der heute lebenden heterometabolen Pterygogenengruppen ableiten kann. Eine Vereinigung mit Psociden oder Termiten läßt sich phylogenetisch nicht begründen und würde, wie wir sehen werden, eine Abstammung der Embiodeen von blattoiden Vorfahren voraussetzen, was schon durch die Flügel und den Thoraxbau, ganz abgesehen von den Geschlechtsorganen usw., ausgeschlossen erscheint. Die Kluft zwischen Embiodeen und Palaeodictyopteren erscheint wohl recht beträchtlich, wird aber kleiner, wenn wir an eine Zwischenform denken, die etwa durch *Hadentomum* (Fig. 73) oder ähnliche Typen repräsentiert sein könnte. Immerhin ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß die Embiodeen eventuell sekundär homonome Flügel haben und sich von Formen aus der Reihe der Protorthopteren ableiten.

5. **Saltatoria.** (Fig. 23—28, 37, 41, 144—151, 202.) Unter den rezenten Formen der springenden Orthopteren lassen sich zwei Hauptreihen festhalten, die Acridiodea, bei denen meist das Zirporgan an Vorderflügel und Hinterschenkel, das Gehörorgan am 1. Abdominalsegmente liegt, und die Locustoidea, bei denen die beiden Vorderflügel des ♂ ein charakteristisches Zirporgan und die Schienen der Vorderbeine das Gehörorgan besitzen. Die erstere Gruppe hat dreigliedrige Füße, kurze Genitalanhänge und eine etwas reduzierte Zahl von Fühlergliedern, während bei der anderen Gruppe meist sehr lange vielgliedrige Fühler, in der Regel auch ein langer Legebohrer und meist 4 (Locustidae), seltener 3 (Gryllidae) oder nur 2 Fußglieder, in einem einzelnen Falle aber deren 5 (Grylloblattidae) vorhanden sind, Merkmale genug, um auch bei fehlendem Zirporgan die Verwandschaft feststellen zu können. Es wird kaum möglich sein, eine dieser beiden Hauptgruppen von der anderen abzuleiten, sondern jedenfalls beide von gemeinsamen Vorfahren, die noch kein Stridulationsorgan und Gehörorgan, lange vielgliedrige Fühler, gut entwickelte Gonapophysen und vermutlich noch dreigliedrige Füße besaßen. Solche Formen müssen im Mesozoikum gelebt haben, denn die Acridier waren anscheinend vor der Kreide nicht da, während Locustoiden mit dem charakteristischen Zirp- und Gehörorgan schon im Lias reichlich nachweisbar sind. Neben solchen Locustoiden finden sich aber die Elcaniden (Fig. 146—148) und besonders die Locustopsiden (Fig. 144, 145), welche den an eine Stammform der Acridier zu stellenden Anforderungen vollkommen entsprechen dürften. Ihre Flügel sind im Geäder jenen der Acridier ähnlich, haben aber kein Zirporgan, während die Fühler und Genitalanhänge den Locustoiden gleichen. Ob die Legescheide wie bei den Tridactyliden nur aus zwei oder wie bei den echten Locustiden aus drei Paaren von

Anhängen bestanden, ist freilich noch ebensowenig sicher nachgewiesen wie die Zahl der Fußglieder. Diese Elcaniden und Locustopsiden gehen jedenfalls auf palaeozoische Formen zurück, aus welchen auch die die Locustiden, Stenopelmatiden, Gryllacriden, Tridactyliden und Grylliden umfassende Gruppe hervorgegangen ist. Es wird nicht schwer fallen, unter den bekannten carbonischen Protorthopteren (Fig. 79 bis 103) einen Anschluß zu finden, denn die Oedischiiden (Fig. 89) nähern sich bereits auffallend den Locustiden. Andere palaeozoische Protorthopteren dagegen stehen noch auf tieferer Stufe, zeigen homonome Beine und ein viel ursprünglicheres Geäder, welches sich noch weniger von jenem der Palaeodictyopteren unterscheidet. Die Familie der Grylloblattiden kann schon wegen der vollkommen reduzierten Flugorgane auf keinen Fall eine Stammform sein und schließt sich wohl zwanglos an die Locustoiden an, mit denen die aus drei Anhangpaaren bestehende Legescheide übereinstimmt. Die Fünfzahl der Fußglieder halte ich für sekundär, die mehrgliedrigen Cerci dagegen für primär, die relative Größe der Hüften für nur durch die Reduktion des Thorax bedingt. Die Reduktion der Gonapophysen bei den Gryllotalpiden ist sicher sekundär, die Bildung dieser Organe bei Tridactylus vermutlich primär.

6. Phasmida. (Fig. 152, 203.) Heute vorwiegend durch sehr hoch spezialisierte Formen vertreten, die sich in ihrer Gesamtorganisation an die Locustoidea anlehnen. Rückbildung des Sprungvermögens kommt wiederholt vor und erklärt sich vielleicht zwanglos aus der Tatsache, daß die jurassischen Chresmodiden (Fig. 152) auf der Oberfläche des Wassers oder Schlammes lebten. Man darf natürlich die Ahnen der Chresmodiden nicht unter den hoch spezialisierten zirpenden Locustiden oder Grylliden suchen. Die Fünfzahl der Fußglieder halte ich für abgeleitet.

7. Dermaptera. (Fig. 204.) Die von mancher Seite noch immer festgehaltene „Ursprünglichkeit" dieser Gruppe stammt aus der Zeit, wo man noch in naiver Weise alles Reduzierte für ursprünglich einfach hielt und sich durch Konvergenzen leicht täuschen ließ. Die Zangenform der Cerci von Japyx und Forficula ist eine solche Konvergenz. Für mich unterliegt es nach wie vor keinem Zweifel, daß die Ohrwürmer von Saltatorien abgeleitete Formen sind, die nur wenige ursprüngliche Merkmale beibehalten haben, zu denen vermutlich die Dreizahl der Fußglieder gehört.

8. Diploglossata. Sicher eine der jüngsten Gruppen und sehr hoch spezialisiert. Nach dem Bau der Hüften und anderen Merkmalen erscheint es mir höchst wahrscheinlich, daß auch diese flügellosen Parasiten aus Saltatorien hervorgegangen sind, jedenfalls nicht aus fertigen Dermapteren, sondern höchstens aus Formen, die mit deren Ahnen nahe verwandt waren. Gegen eine direkte Ableitung von Dermapteren (mit Einschluß der Archixeniiden) sprach u. a. die Anwesenheit von Stylis am 9. Segmente (vergl. Gryllidae, Tridactylidae), die relative Ursprünglichkeit der Cerci, die Form des Thorax und die einfacheren Abdominalsegmente.

9. Thysanoptera. (Fig. 205.) Von einer Angliederung dieser hoch spezialisierten Gruppe an die Hemipteren ist man doch endlich definitiv abgekommen und gibt zu, daß nur ein Anschluß an terrestrische Formen mit orthopteroiden Mundteilen möglich ist. Unter diesen kommen wohl die Termiten und Corrodentien (Psociden) wegen ihrer sonstigen hohen

Spezialisierung nicht mehr in Betracht. Blattarien und Mantodeen scheinen mir wegen der Reduktion der Gonopoden und großen genäherten Hüften ausgeschlossen, so daß wieder nur an die Saltatorienreihe gedacht werden kann, aus welcher ja wiederholt Formen mit sekundär homonomen Beinen hervorgegangen zu sein scheinen. Nicht von der Hand zu weisen sind jedenfalls gewisse Analogien zwischen den Blasenfüßern und Phasmiden.

Demnach dürfte eine Verbindung der Gruppen 5—9 zu einer höheren Einheit, für welche der alte Name **Orthoptera** beibehalten werden kann, berechtigt erscheinen. Diese ganze Reihe steht durch die Protorthopteren (Fig. 79—103) mit den Palaeodictyopteren in Verbindung.

10. Blattariae. Wie wir wissen, eine alte, fast unverändert seit dem mittleren Obercarbon bestehende Gruppe (Fig. 30, 116—143, 153, 206), welche sich kaum scharf von den Protoblattoiden (Fig. 107—115) scheiden läßt, von wlchen gewiß manche Elemente eine so auffallende Ähnlichkeit mit einzelnen Protorthopteren zeigen, daß man bei der Ableitung dieser zwei palaeozoischen Übergangsgruppen unbedingt an nahe verwandte Palaeodictyopteren wird denken müssen.

11. Mantodea. (Fig. 154, 155.) Die nahe Verwandtschaft mit Blattarien ist wohl niemandem mehr zweifelhaft. Ebenso sicher erscheint es mir, daß keine dieser beiden Gruppen von der anderen, sondern nur beide von Protoblattoiden abgeleitet werden können.

12. Isoptera. (Fig. 207.) Eine früher vielfach falsch beurteilte Gruppe, die nun wohl endgültig in der Verwandtschaftsreihe der beiden vorher besprochenen Ordnungen verbleiben wird, seitdem man in den Mastotermitiden den Beweis für die sekundäre Homonomie der Termitenflügel gefunden hat. Daß bei den Termiten, welche keine Eierpakete konstruieren, die Genitalanhänge der ♀ trotzdem ebenso verkümmert sind wie bei den als „Oothecaria“ zusammengefaßten Blattarien und Mantodeen, scheint mir fast eine Bestätigung für eine direkte Ableitung von Blattarien zu sein.

13. Zoraptera. Eine erst jüngst bekannt gewordene, auf einigen hoch spezialisierten, flügellosen, subterranen Arten errichtete Ordnung, welche, wie Silvestri schon betont, den Blattarien und Isopteren jedenfalls am nächsten steht. Von letzteren dürfte sie kaum abstammen.

14. Corrodentia. (Fig. 208, 209.) Die durchweg kleinen, oft stark reduzierten Tierchen dieser Gruppe bereiten dem Phylogenetiker bedeutende Schwierigkeiten, welche wenigstens bisher auch durch die Palaeontologie nicht wesentlich verringert werden konnten. Jedenfalls ist es unmöglich, die Corrodentien, die ja, wie alle reduzierten Formen, nur irrtümlich für tiefstehend gehalten worden sind, direkt von Palaeodictyopteren abzuleiten. Man muß vielmehr eine Reihe von Zwischenformen voraussetzen, und es fragt sich nun, ob diese unter den uns bekannten fossilen oder noch lebenden Insektengruppen zu suchen sein werden. Bei Anwendung der Rekonstruktionsmethode gelangen wir zu hypothetischen Ahnenformen, welche jedenfalls orthopteroide Mundteile, homonom vielgliedrige Fühler, Cerci, einen freien, etwas scheibenförmigen Prothorax und vergrößerte genäherte Hüften besaßen. Wir können ferner vermuten, daß die Vorderflügel derber waren als die Hinterflügel und daß sie ein durch eine Bogennaht begrenztes Analfeld hatten. Die mangelhafte Entwicklung der Gonapophysen und die Anwesenheit wenn auch reduzierter Styli sprechen nicht dafür, daß die Ahnen einen kompletten, aus drei Paaren bestehenden Legebohrer besaßen.

Wir finden also doch einige Anhaltspunkte, welche in die Richtung der Blattarien und ihrer Verwandten weisen, und wenn wir uns unter diesen Formen umsehen, so treffen wir noch heute einzelne, die uns zeigen, daß aus einem Blattarienflügel etwas dem Corrodentienflügel recht Ähnliches hervorgehen kann (*Diaphana*!). Dazu kommt noch die weitgehende habituelle Ähnlichkeit flügelloser Psociden mit ganz jungen Blattarien oder mit den flügellosen Formen der aus Blattarien hervorgegangen Termiten.

Wir werden also kaum einen großen Fehler begehen, wenn wir die Corrodentien vorläufig als Abkömmlinge von Blattarien oder wenigstens sehr nahe mit ihnen verwandter, uns noch unbekannter Abkömmlinge der Protoblattoidenreihe betrachten, aber diese Ableitung noch als hypothetisch hinstellen.

15. Mallophaga. Für die ungemein nahen Beziehungen zwischen diesen ektoparasitischen ungeflügelten Tieren und den Corrodentien dürfte kaum mehr eine eingehende Beweisführung nötig sein; denn sowohl die äußere Morphologie als die Anatomie der Pelzfresser und Federlinge läßt sich ganz zwanglos aus jener der Corrodentien ableiten, bei welchen ja auch schon eine starke Tendenz zur Atrophie der Flugorgane zu erkennen ist.

16. Siphunculata. Von einer Verbindung der echten blutsaugenden Läuse mit der Reihe der Hemipteren ist man nun endlich doch schon abgekommen, seit man eingesehen hat, daß die Mundteile der Läuse in mancher Beziehung ursprünglicher sind als jene der primitivsten Hemipteren und nichts anderes als stark verlängerte Mallophagenunterkiefer. Die Übereinstimmung in der Form des Rückengefäßes, Darmes, Nervensystems, in der Eiablage usw. mit den Mallophagen ist so groß, daß man die phylogenetische Frage hier als erledigt betrachten kann.

Analog mit den Gruppen 5—9 können wir wohl auch die Gruppen 10—16 zu einer höheren Einheit zusammenfassen, für welche ich den Namen **Blattaeformia** eingeführt habe.

17. Coleoptera. (Fig. 156, 210—214.) Diese enorm formenreiche Gruppe steht durch die vollkommene, mit ruhendem Puppenstadium und weitgehenden histolytischen Prozessen verbundene charakteristische Verwandlungsart (Holometabolie) in einem Gegensatze zu allen oben besprochenen.

Von mancher Seite wird noch immer an der monophyletischen Entstehung aller Holometabola (Coleoptera, Strepsiptera, Hymenoptera, Neuroptera usw., Panorpatae, Trichoptera, Lepidoptera, Diptera, Suctoria) festgehalten, während ich sehr entschieden für eine heterophyletische Entstehung der Holometabolie als direkter Wirkung niederer Temperaturen eintrete (s. Beiträge zur exakten Biologie). Setzen wir eine monophyletische Entwicklung voraus, so müssen wir entweder unter den noch lebenden Holometabolen eine Gruppe finden, von welcher alle anderen abzuleiten sind, oder wir müssen eine erloschene, bereits holometabol gewesene palaeozoische, für alle Holometabolen gemeinsame Ausgangsgruppe annehmen; denn schon in der Trias finden wir Käfer und Megalopteren, denen bald die anderen Holometabolen folgen. Nachdem begreiflicherweise weder Suctorien noch Strepsipteren, noch Trichopteren, Dipteren und Lepidopteren als Ausgangspunkt in Betracht kommen, müßten wir die Stammgruppe unter den übrigen Holometabolen suchen. Und da wird wohl jeder zugeben, daß man weder an die Coleopteren mit ihren hoch spezialisierten Flugorganen, noch an die

echten Neuropteren mit den hoch spezialisierten Larven (Saugzangen!), noch an die Raphididen, welche entschieden eine Sackgasse darstellen und azerke Larven haben, denken darf. Die Panorpaten kommen schon der höherentwickelten Mundteile wegen weder als Ahnen der Coleopteren noch der Hymenopteren in Betracht, die Hymenopteren können schon ihrer Larven und eigenartig spezialisierten Flügel wegen weder coleoptere noch neuropteroide Typen erzeugt haben, und die Megaloptera können weder den Ausgangspunkt für Hymenopteren noch für Coleopteren bilden, denn ihre Ovarien sind telotroph und die Gonopoden nicht ursprünglicher als die Legebohrer tiefstehender Hymenopteren, welche überdies zu den Polynephrien gehören. Es erscheint mir somit aussichtslos, unter den lebenden Typen eine entsprechende Form zu finden, von der man alle Holometabolen oder speziell die Coleopteren ableiten könnte.

Wenn man nun den Versuch gemacht hat, in den palaeozoischen Megasecopteren eine solche Stammgruppe zu erkennen, indem man dieselben für holometabol erklärte, so hat man nicht bedacht, daß diese Tiere ganz eigenartig spezialisierte Flügel besitzen, aus denen sich weder jene der Coleopteren noch jene der Megalopteren oder Neuropteren entwickelt haben können, und außerdem übersehen, daß ihre horizontal ausgespreizten Flügel und langen, vielgliedrigen Cerci nicht für Holometabolie sprechen. Später wurde durch Auffindung einiger Larven wohl einwandfrei bewiesen, daß die Megasecopteren noch heterometabol waren.

Wollten wir trotzdem an einer monophyletischen Ableitung aller Holometabola festhalten, so müßten wir eine geeignete Stammform konstruieren und würden dadurch wohl zu einem Bilde gelangen, welches in bezug auf das Imaginalstadium kaum von den Palaeodictyopteren bzw. dem Protentomon verschieden wäre, aber die Flügel erst im ruhenden Puppenstadium bekäme. Nachdem die Larven der Sisyriden und Megalopteren wohl sicher primär aquatisch sind, müßten wir auch für die hypothetische Stammform eine amphibiotische Lebensweise annehmen. Gegen eine direkte Ableitung der Coleopteren von amphibiotischen Formen scheint mir nun zu sprechen, daß jene Coleopterenlarven, welche wir aus morphologischen Gründen für die ursprünglichsten halten müssen, z. B. Carabiden, Silphiden, Lampyriden usw., echt terrestrische sind, daß ferner die aquatischen Käferlarven wenigstens nach meinem Dafürhalten sekundäre oder gar keine Kiemen besitzen, daß endlich die Flügeldeckenbildung offenbar eine Erwerbung von Landinsekten ist; denn wenn Insektenimagines sich überhaupt im Wasser aufhalten, so läßt sich immer auf eine sekundäre Natur dieser Lebensweise schließen.

Suchen wir die Ahnen der Coleopteren aber unter den heterometabolen Landbewohnern, so eignet sich wohl keine Entwicklungsreihe besser als jene der Blattoiden, und es ist sicher kein Zufall, daß wir noch heute unter den Käfern und deren Larven recht häufig auf Typen stoßen, welche uns lebhaft an Blattarien erinnern. Unter den fossilen Protoblattoiden sehen wir so manche Form, welche in der Richtung auf Coleopteren weist: *Eucaenus* (Fig. 112), *Adiphlebia* (Fig. 113) und *Epideigma* (Fig. 111) mit den in voller Reduktion begriffenen Analteilen der Vorderflügel u. dergl. Im allgemeinen zeigt sich auch bei einer phylogenetischen Behandlung der Coleopterenfamilien, daß es viel natürlicher ist, jene Formen, welche blattoide Charaktere erhalten haben, für tieferstehend zu betrachten als jene, welche sogenannte „neuropteroide" Merkmale zeigen.

Ich halte es aber jedenfalls vorläufig, wenigstens solange über die Kiemen der Coleopterenlarven noch das letzte Wort aussteht, für be-

rechtigt, statt an die Protoblattoiden an uns unbekannte amphibiotische Vorfahren zu denken und reihe deshalb die Coleopteren nicht ohne weiteres in meine Gruppe der Blattaeformien ein, sondern betrachte sie mit der folgenden kleinen Gruppe zusammen als eigene Superordo: **Coleopteroidea.**

18. Strepsiptera. (Fig. 215). Alle Versuche, diese durch Parasitismus stark veränderten Insekten auf Neuropteren oder dergl. oder auf uns unbekannte tiefstehende Typen zurückzuführen, können wohl als endgültig aufgegeben betrachtet werden. Niemand mehr scheint daran zu zweifeln, daß es sich um einen sehr stark spezialisierten Seitenzweig der Coleopteren handelt; doch ist man noch nicht ganz einig darüber, unter welchen Coleopteren man die Ausgangsgruppe suchen soll, unter den Heteromeren oder unter den pentameren Malacodermen. Seit man aber die tertiäre *Mengea* (Fig. 215) kennt, welche ausgesprochen fünfgliedrige Füße besitzt, dürfte die Entscheidung nicht mehr schwer fallen[1].

19. Hymenoptera. (Fig. 31, 32, 34, 42, 45, 157, 216—219.) Die zweitgrößte holometabole Gruppe. Wie schon bei den Coleopteren erwähnt, wird es kaum möglich sein, an eine Ableitung der tiefstehenden primitiven Hautflügler mit ihren rein orthopteroiden Mundteilen, stark entwickelten Gonapophysen, zahlreichen Harngefäßen, eigenartigen häutigen, aber ungleich großen Flügeln und terrestrischen, fast noch „campodeoiden" Larven von einer der anderen holometabolen Gruppen zu denken. Unter den Heterometabolen kommen als Ahnen nur die Reihen der Orthoptera und Blattaeformia in Betracht; oder wir müssen wieder eine uns unbekannte Gruppe annehmen, welche zu den Palaeodictyopteren hinüberleiten würde, von denen man ja die Hautflügler unmöglich direkt ableiten kann. Gegen eine Ableitung von Blattarien scheint die gerade bei tiefstehenden Hymenopteren sehr normale gute Ausbildung des aus drei Anhangpaaren bestehenden Legebohrers zu sprechen, der jenem echter Orthopteren (Locustoiden) sicher homolog ist. Gegen eine Ableitung von Heuschrecken erheben sich wieder Bedenken in der mehr flachen Form und in den relativ großen genäherten Hüften der ursprünglichsten Hautflügler. Man wird also vermutlich an Vorfahren der Blattarien denken müssen, bei denen die ursprünglichen Gonapophysen noch nicht reduziert waren, also vielleicht an gewisse Protoblattoiden oder ähnliche Typen. Die Polypodie gewisser Hymenopterenlarven dürfte wohl eine sekundäre sein und nicht schwer zu erklären, weil ja noch heute bei Blattarien wie bei vielen anderen Insekten embryonale Extremitätenhöcker angelegt werden, aus denen wohl einmal wieder kurze ungegliederte Stummelbeine der Larven entstanden sein können. Die Palaeontologie sagt uns bisher nur, daß die Hymenopteren vor der Juraperiode, wo bereits höhere Symphyten und sogar Terebrantien existierten, entstanden sein müssen.

Auf jeden Fall gebührt den Hautflüglern gleicher systematischer Rang wie den Coleopteren, wenigstens solange ihre Stammesgeschichte nicht vollkommen sichergestellt ist.

---

[1]) Es hätte somit gewiß einige Berechtigung, die ganzen Strepsipteren mit allen zahllosen Subordines, Superfamilien usw., in welche sie jetzt aufgespalten werden, einfach als Familie der Malacodermen zu behandeln. Doch bin ich nicht dafür, so weitgehende Konsequenzen aus der Phylogenie zu ziehen und die tiefgreifende morphologische Differenzierung einfach zu ignorieren. Schließlich muß ja jede Gruppe irgendwo abstammen, und man kann doch die Säugetiere auch nicht einfach als eine Familie der Reptilien oder gar der Geißelinfusorien betrachten.

20. Megaloptera. (Fig. 158.) Eine formenarme holometabole, sicher primär amphibiotische Gruppe mit Reliktcharakter, bereits aus der Trias bekannt. Die ursprünglichen Mundteile der durch echte Extremitätenkiemen atmenden Larven und der noch recht ursprüngliche Bau der Flügel gestatten keine Ableitung von einer der anderen uns bekannten holometabolen Gruppen und schließen auch sowohl die Orthopteren als die Blattaeformien aus der Ahnenreihe aus. An eine Ableitung von einer der noch heute lebenden amphibiotischen Heterometabolenordnungen ist wegen der bei diesen eingetretenen höheren Spezialisierung der Flügel und wegen der larvalen Abdominalextremitäten gleichfalls kaum zu denken. Dagegen unterliegt es wohl keinen besonderen Schwierigkeiten, einen direkten Anschluß an einen noch heterometabolen amphibiotischen Seitenzweig der Palaeodictyopteren zu suchen, bei dem ganz selbständig die Holometabolie eingetreten sein müßte.

21. Raphidides. (Fig. 220.) Wenn wir diese nicht mehr amphibiotische kleine holometabole Gruppe von Neuropteren ableiten wollten, müßten wir in bezug auf die Mundteile der Larve eine Rückkehr zu ursprünglichen Zuständen annehmen; wollten wir sie von Megalopteren ableiten, so müßten wir annehmen, daß die Flügel sekundär gleich geworden sind. Nachdem tatsächlich eine nähere Verwandtschaft vorzuliegen scheint, bleibt wohl nichts übrig, als auf nahe verwandte palaeodictyopterenähnliche Ahnen zu schließen.

22. Neuroptera. (Fig. 159—164, 221, 222.) Die ältesten bekannten fossilen Prohemerobiiden aus dem Lias stimmen im Bau der Flügel ganz auffallend mit den noch heute lebenden Sisyrinen überein, welche noch eine jedenfalls primäre amphibiotische Lebensweise beibehalten haben, indem ihre Larven durch echte gegliederte Kiemenextremitäten atmen. Manche Vertreter der Prohemerobiiden, welche durchweg fast homonome Flügel und nie einen vergrößerten Analteil der Hinterflügel besitzen, erinnern noch lebhaft an Palaeodictyopteren.

Es wird kaum möglich sein, die primär aquatischen Neuropterenlarven von Raphidien und die primär homonomen Neuropterenflügel von Megalopteren abzuleiten; doch kann man, wie schon oben erwähnt, annehmen, daß alle drei Gruppen von sehr nahe verwandten Urformen abstammen, welche amphibiotisch waren, homonome Flügel und noch keine larvalen „Saugzangen“ besaßen. Einer solchen Annahme würde es entsprechen, die drei Ordnungen zu einer höheren Einheit zusammenzufassen, für welche der Name **Planipennia** (Banks 1892) benutzt werden kann.

23. Panorpatae. (Fig. 165—168.) Eine holometabole Gruppe mit Reliktcharakter, sicher im Mesozoikum viel reicher vertreten als heute. Die fast vollkommene Homonomie der Flügel und Thoraxsegmente, die gut erhaltenen Cerci, die relativ ursprünglichen, vollkommen funktionsfähigen Kiefer sowie die polypoden, mit kauenden Mundwerkzeugen und mit Augen versehenen Larven schließen eine Ableitung von irgendeiner der oben besprochenen holometabolen Gruppen aus. An eine Abstammung von Trichopteren, Lepidopteren oder Dipteren wird ohnedies niemand ernstlich denken, so daß uns wieder nichts anderes übrig bleibt, als ausgestorbene Stammformen zu suchen, welche die zwischen den Panorpaten und Palaeodictyopteren liegende Kluft wenigstens einigermaßen überbrücken. Ich glaube nicht zu irren, wenn ich die palaeozoischen, noch heterometabolen Megasecopteren (Fig. 126—128) zu diesem Zwecke heranziehe. Denn unter allen uns bekannten palaeozoischen

Derivaten der Palaeodictyopteren sind sie es, welche die meisten Anklänge an Panorpaten erkennen lassen: Bei ihnen kommt die Verschmälerung der Flügelbasis und die Einschränkung der Zahl der Längsaderstämme und der Queradern am deutlichsten zum Ausdrucke; bei ihnen finden sich eigentümlich herzförmige Köpfe und nahe aneinandergerückte Cerci, schlanke, nach hinten stark verjüngte Hinterleibsformen u. dergl. mehr.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Megasecopteren und vielleicht auch noch die ältesten holometabolen echten Panorpaten amphibiotisch waren.

24. Trichoptera. (Fig. 169, 170, 223, 224.) Auch diese Gruppe scheint schon im Mesozoikum sehr reich entwickelt gewesen zu sein, und die ältesten Typen sind nach den Flügeln oft nur schwer von Panorpaten zu unterscheiden. Ich finde in der Gesamtorganisation der Trichopteren nichts, was man nicht ganz zwanglos von ursprünglichen Panorpaten ableiten könnte.

25. Diptera. (Fig. 173—179, 225—228.) Die zeitliche Entwicklung dieser sehr formenreichen Ordnung ist durch die Palaeontologie gut illustriert. Wir finden tatsächlich zuerst im Lias nur nematocere Orthorrhaphen, dann kommen nach und nach die Brachyceren, und erst im Kainozoikum erfolgt die große Entfaltung der heute so überwiegenden Cyclorrhaphen.

Wir können also bei der Ermittlung der Stammesgeschichte ausschließlich an die erwiesenermaßen primitivsten und ältesten Typen, Ptychopteriden, Mycetophiliden, Bibioniden, Tipuliden, Rhyphiden u. dergl. denken, deren Flügel sich in mancher Beziehung noch recht eng an jene der Panorpaten anlehnen. Von den reduzierten Mundteilen der Trichopteren können jene der Dipteren nicht mehr abgeleitet werden. Die ursprünglichsten Dipterenlarven sind leicht auf den Panorpatentypus zurückzuführen. Wollte man an eine Ableitung der Dipteren von Neuropteren oder Raphididen denken, so stünden die hoch spezialisierten Larven dieser Gruppen im Wege, wollte man an Megalopteren denken, so müßte man annehmen, daß aus telotrophen Ovarien wieder panoistische geworden sind. Gegen die Ableitung von Panorpaten könnte vielleicht eingewendet werden, daß diese polytrophe Ovarien besitzen, während bei einzelnen Dipteren noch heute panoistische also ursprünglichere vorkommen. Diesem Einwande kann ich vorläufig nur entgegenhalten, daß wir noch nicht bei allen Panorpaten die Ovarien untersucht haben und daß ja die triadischen ältesten Formen dieser Gruppe, von denen sich die Dipteren abgezweigt haben müßten, sicher noch ursprünglicher waren als die heute lebenden.

26. Suctoria. (Fig. 229.) Bezüglich der Stammesgeschichte der Flöhe sind die Ansichten noch immer geteilt. Wenn auch in neuerer Zeit bereits eine überwiegende Majorität für eine Ableitung von Dipteren eintritt, scheinen doch einige Forscher noch an coleopteroide oder sogar an neuropteroide Ahnen zu denken, wobei sie den sicher zu den Käfern gehörenden Platypsyllus, der ähnlich lebt wie ein Floh, vor Augen haben. Sie sollten doch bedenken, daß uns Platypsyllus gerade deutlich zeigt, daß aus einem Käfer eben kein Floh wird, wenn er auch die Lebensweise eines Flohes einschlägt.

Sicher entstanden die Suctorien nicht, wie man einmal annahm, aus hochentwickelten Dipteren (Phoriden, Pupiparen oder dergl.), sondern aus sehr primitiven Formen aus der Gruppe der eucephalen Nematoceren,

also etwa aus Mycetophiliden, deren Larven noch heute ähnlich wie jene der Flöhe von Pilzen oder Detritus leben und mit oralen Spinndrüsen einen Kokon zu spinnen vermögen.

27. Lepidoptera. (Fig. 171, 172, 230, 231.) Unter dem Heere der heute lebenden Schmetterlinge verschwinden die wenigen noch erhaltenen ursprünglichen Formen, die Micropterygiden, unter denen es noch heute Typen gibt, welche von Panorpaten praktisch fast nur durch die beschuppten Flügel zu unterscheiden sind: Formen mit kauenden Mundteilen und Larven, welche sich kaum von jenen der Panorpaten unterscheiden lassen. Es ist gut möglich, daß sich derartige primitive Lepidopteren unter den liasischen Fossilien finden, die gegenwärtig noch bei den Panorpaten oder Trichopteren eingereiht werden; denn die Ur-Lepidopteren müssen schon zu jener Zeit gelebt haben, weil in der nächstfolgenden Zeit, im Dogger, schon hoch spezialisierte Formen angetroffen werden.

Wir sind also jedenfalls berechtigt, die Ordnungen 23—27 zu einer höheren Einheit zusammenzufassen, für welche ich den Namen **Panorpoidea** vorgeschlagen habe.

28. Heteroptera. (Fig. 43, 46—51, 180—191, 232, 233, 234, 235.) Diese noch ausgesprochen heterometabole Gruppe mit ihren nach einem ganz bestimmten Plane gebauten saugenden Mundteilen läßt sich selbstverständlich von keiner holometabolen ableiten. Von den noch heute lebenden Heterometabolen könnte man wohl nur die Reihen der Orthopteren oder Blattaeformien als Ausgangspunkt in Betracht ziehen; doch werden sich auch hier sofort unüberwindliche Schwierigkeiten einstellen, und wir werden außerdem bald erkennen, daß in allen bisher besprochenen Reihen, in denen saugende Mundteile entstanden sind, dies in anderer Weise erfolgt ist als bei den Heteropteren und den weiter unten zu besprechenden Homopteren. Diese letzteren sind allerdings in mancher Hinsicht oft ursprünglicher (Flügel usw.) als die Heteropteren, in anderer (Kopf usw.) jedoch höher oder in anderer Richtung spezialisiert, so daß auch sie nicht als Wurzel der Wanzen betrachtet werden können. Beide Reihen sind seit dem Anfange des Mesozoikums getrennt und gemeinsame Stammformen wären daher im Palaeozoikum zu erwarten. Es fanden sich tatsächlich im russischen Perm bereits zwei Flügel, die man ebensogut den Homopteren als den Heteropteren zuzählen könnte und die daher vorläufig, solange die dazugehörigen Körper unbekannt sind, als „Palaeohemiptera“ bezeichnet werden (Fig. 131, 132).

Im deutschen Perm wurde eines der wertvollsten Fossilien gefunden, das berühmte Eugereon Böckingi (Fig. 130), in dem wir ursprüngliche palaeodictyopterenähnliche Flügel mit einem Kopfe verbunden sehen, dessen gut erhaltene Mundteile sich von denen der Schnabelkerfe nur noch durch die nicht miteinander verwachsenen Taster des 3. Kieferpaares unterscheiden. Damit ist wohl die Stammesgeschichte der Heteropteren und Homopteren erledigt und gleichzeitig erwiesen, daß die rein aquatischen Wanzen, die „Cryptoceraten“, nicht Stammformen, sondern Abkömmlinge von Landwanzen sind.

29. Homoptera. (Fig. 35, 38, 192—197, 236, 237.) Nach dem bei den Heteropteren mitgeteilten Tatsachenmateriale kann es keinem Zweifel mehr unterliegen, daß die sogenannten „gleichflügeligen“ Schnabelkerfe von derselben Stammgruppe abzuleiten sind wie die „ungleichflügeligen“. Den Ausgangspunkt für die weitere Aufspaltung

bildeten hier offenbar fulgoridenähnliche Typen, welche sich schon im Lias reichlich finden und von denen sich auch die anderen höher spezialisierten Unterordnungen am leichtesten ableiten lassen.

Homoptera und Heteroptera zusammen bilden eine natürliche Gruppe, für welche der alte Name **Hemiptera** beibehalten werden kann.

B. Apterygogenea.

Wie schon gelegentlich der Besprechung der Stammesgeschichte der Arthropoden im Abschnitte II dieses Kapitels dargelegt wurde, ist es noch nicht vollkommen erwiesen, daß alle jene Formen, welche man gegenwärtig als Apterygogenea, also als ursprünglich ungeflügelte Insekten zusammenfaßt, wirklich eine einheitliche Verwandtschaftsgruppe bilden, daß sie ferner wirklich nicht von geflügelten Formen abstammen und wirklich mit den Pterygogenen auf eine gemeinsame hexapode Stammform zurückgehen. Die exakte Beantwortung dieser Fragen wird der weiteren Forschung vorbehalten bleiben, und dem Ausgange dieser Forschung entsprechend wird sich dann auch das Schicksal des Namens Apterygogenea gestalten. Hier wollen wir nur noch kurz die Beziehungen andeuten, die zwischen den einzelnen Gruppen der Apterygogenen und zwischen ihnen und den Pterygogenen zu herrschen scheinen.

I. Thysanura. (Fig. 22, 29, 36, 40, 198, 243.) Es ist wohl kaum zu bezweifeln, daß gerade diese Gruppe mit ihren wohlausgebildeten Mundteilen, mit ihrer vollen, jener der Pterygogenen gleichen Segmentzahl, mit ihren relativ stark ausgebildeten Abdominalbeinen und gut entwickelten Augen, Fühlern und Stigmen die meiste Aussicht hat, als nächste Verwandte der Pterygogenea hingestellt zu werden. Diese Verwandtschaft könnte entweder 1. auf der Abstammung von einer gemeinsamen hexapoden, noch ungeflügelten Urform beruhen oder 2. auf einer Abstammung von bereits geflügelten Typen. Oder es kann sich 3. auch nur um einen weitgehenden Parallelismus handeln, was mir am wenigsten wahrscheinlich vorkommt. Erweist sich der Fall 1 als richtig, so sind entweder alle Annahmen über die primär amphibiotische Lebensweise der Palaeodictyopteren, Ephemeriden, Odonaten, Perlarien, Megalopteren und Sisyriden hinfällig oder die gegliederten Abdominalbeine der zuletzt genannten Gruppen Neubildungen, und man müßte auch annehmen, daß die Thysanuren schon mindestens so alt sind wie die Palaeodictyopteren, ohne sich aber in dieser enormen Zeit wesentlich verändert zu haben.

Geringer erscheinen mir die Schwierigkeiten bei Annahme des Falles 2, für welchen, wie erwähnt, auch die Tracheen in den Seitenlappen des Thorax von Lepisma zu sprechen scheinen. Die in jüngster Zeit hervorgehobene Ähnlichkeit der Mandibeln von Thysanuren- und Ephemeriden*larven* ließe sich dann vielleicht zwanglos in der Richtung deuten, daß es sich eben um eine ursprüngliche larvale Mandibelform handelt, die wahrscheinlich auch jene der Palaeodictyopteren*larven* war, und wir brauchen uns dann nicht besonders darüber den Kopf zu zerbrechen, ob die *Imagines* der Palaeodictyopteren nach ihrer Mandibelform zu den „Archi“- oder „Metapterygoten“ gehörten. Ob nun die Thysanuren sozusagen geschlechtsreif gewordene Larven von Palaeodictyopteren oder von bereits höher entwickelten Typen, etwa von Ephemeriden sind, mag dann später entschieden werden.

An eine direkte Ableitung der Thysanuren von sogenannten Myriopoden oder von höheren Crustaceen kann ich, wie schon früher erwähnt, nicht glauben.

II. Entotrophi. (Fig. 244, 245.) Diese Gruppe umfaßt die Campodëiden, Projapygiden und Japygiden, welche ja bekanntlich von vielen Forschern geradezu als Ur-Insekten bezeichnet wurden und noch heute bezeichnet werden, wo doch schon längst bekannt ist, daß sie in so vielen Punkten sehr hoch spezialisiert und offenbar reduziert sind, so weit, daß sie sich nicht einmal mehr zum Ausgangspunkte für die Thysanuren eignen. Viel eher läßt sich das Gegenteil erklären, denn abgesehen von den eigentümlichen Stigmen im Thorax von Japyx und vielleicht von der bei ♂ und ♀ gleichen Lage der Genitalöffnung dürfte es kaum ernste Bedenken gegen die Bezeichnung der Entotrophen als durch subterranes Leben degenerierte Thysanuren geben. Beide Bedenken verlieren vielleicht an Bedeutung, wenn man annimmt, daß es sich auch hier um geschlechtsreif gewordene Larven handelt — vielleicht um solche von anderen Pterygogenen, als die Vorläufer der Thysanuren waren; denn bei neotenischen Formen können ja leichter ähnliche Verlagerungen eintreten, und wir brauchen uns nur vorzustellen, daß jene Larven, von denen die Entotrophen abstammen, erst die Anlagen der Tracheen und äußeren Genitalien besaßen, die dann leicht in anderer Weise zur Ausbildung gelangen konnten als bei den dazugehörigen normalen geflügelten Formen.

Die neuerdings aufgetauchten Versuche einer Ableitung gewisser Pterygogenea von Campodea, anderer von Japyx (der Zangen wegen!) erscheinen mir keiner weiteren Diskussion wert.

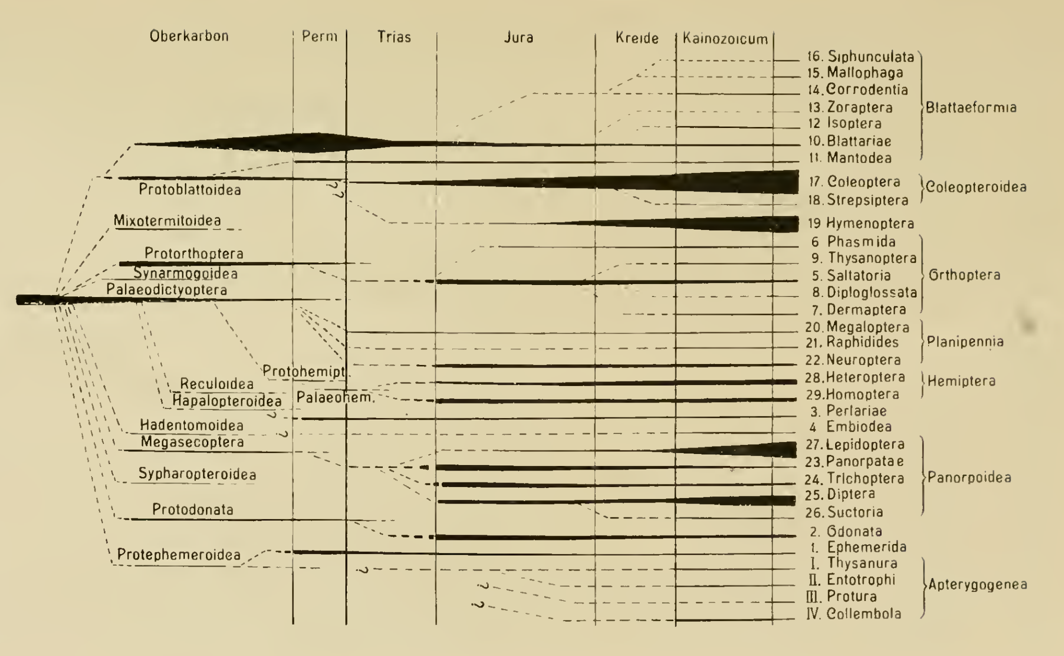
III. Protura. (Fig. 246, 247.) Trotzdem diese gewiß interessante Gruppe erst vor wenigen Jahren entdeckt wurde, hat sie schon mehr phylogenetischen Staub aufgewirbelt als so manches alte und wirklich ursprüngliche Insekt. Es handelt sich auch hier offenbar wieder um die so häufige Verwechslung von ursprünglich einfach und vereinfacht, denn nur als vereinfacht, als reduziert können wir die große Mehrzahl der Merkmale dieser winzigen subterranen Tierchen bezeichnen, nicht als ursprünglich; denn sonst müßten wir annehmen, daß Fühler, Augen, Cerci u. dergl. in den verschiedenen Arthropodenreihen selbständig entstanden sind. Sicher scheint mir, daß sich die Kiefer der Proturen nicht von den viel stärker und anders modifizierten bzw. reduzierten der Entotrophen ableiten lassen, aber jedenfalls zwanglos von jenen der Thysanuren oder der normalen kauenden Pterygogenen. Sicher erscheint mir, daß das charakteristische rudimentäre Organ an der Oberseite des Kopfes ein Fühlerrudiment ist und daß die sogenannten Segmentgrenzen, die am Kopfe mancher Proturen zu sehen sind und gegen die Fühlernatur des erwähnten Rudimentes ins Treffen geführt werden (Berlese), nichts mit der hier vollkommen verloschenen Ursegmentierung des Kopfes zu tun haben, sondern in den Bereich der Skuptur gehören. Sicher ist nach meiner Ansicht, daß das Fehlen der normalen Cerci, also der gegliederten Anhänge des 11. Segmentes, hier mit dem Umstande zusammenhängt, daß dieses Segment nebst dem unmittelbar vorhergehenden bei den Proturen erst spät zur Abgliederung gelangt, ganz analog wie bei manchen Holometabolen (Dipteren, Panorpaten, Trichopteren, Hymenopteren usw.) und selbst bei Hemipteren, wo auch die Larven weniger Segmente erkennen lassen als die Imago, und wo dann auch die Cerci nicht oder nur schwach zur Ausbildung gelangen. Ich kann also den „fundamen-

talen" Unterschied in der ontogenetischen Entwicklung, der die Proturen als „Anamerentoma" in einen scharfen Gegensatz zu allen anderen Insekten, die als „Holomerentoma" bezeichnet werden, stellt, nicht finden. Daß bei den Arthropoden im allgemeinen die echte und wirkliche Anamerie oder Anamorphose den ursprünglichen Zustand vorstellt, der von den Anneliden überkommen ist, sei dadurch nicht in Frage gestellt. Wie die Trilobiten verlassen auch noch die meisten niederen und manche höheren Crustaceen, die Pantopoden und einige von den Myriopoden das Ei als oligomere Larven und schnüren erst nach und nach in der präanalen Region weitere Segmente ab. Bei anderen Arthropoden wird dieser ganze Prozeß bereits im Ei absolviert oder er ist völlig verwischt. Sicher gehören die ursprünglichen Insekten in eine der letzten Kategorien und verlassen das Ei mit der vollkommenen Segmentzahl, was aber nicht hindert, daß in manchen Reihen sekundär scheinbar eine Rückkehr zu früheren Zuständen auch in dieser Beziehung eintreten kann, ebenso wie ja oft genug auch die Beine oder Augen usw. erst viel später zur Entwicklung gelangen als bei ursprünglichen Insekten. Darum wird aber niemand die Madenlarven gewisser Insektengruppen als etwas Ursprüngliches ansprechen und eventuell gar mit den Archianneliden in Beziehung bringen.

Vielleicht hängt nun die abnorme Lage der Genitalöffnung, welche sich bei den Proturen in beiden Geschlechtern im präanalen, also 11. Segmente findet, mit dieser sekundären Anamerie zusammen. Denken wir an die Lepidopteren, wo es sogar zur Bildung einer Kloake kommt. Vielleicht erweisen sich bei weiterer Untersuchung sogar die paarigen, dem Genitale angehefteten Organe als Derivate der Anhänge des 11. Segmentes, also der Cerci, und wir können getrost an eine Ableitung der Proturen von thysanuroiden Vorfahren denken.

Sollten sich meine Ansichten nicht aufrecht halten lassen, so müßte man die Hexapodie der Proturen als einen Zufall, als eine Konvergenz bezeichnen und eventuell an chilopodenähnliche Ahnen denken, was mir immerhin gewagter erscheinen würde als die oben skizzierte Auffassung.

IV. Collembola. (Fig. 248.) Von allen anderen Hexapoden durch die geringe Zahl der Abdominalsegmente verschieden, von denen drei mit modifizierten Gliedmaßen versehen sind, die sich nicht ohne weiteres auf jene der Thysanuren oder Entotrophen zurückführen lassen, sondern auf ursprünglichere Ahnenformen verweisen. Daß fast alle Collembolen des Tracheensystems entbehren oder höchstens knapp hinter dem Kopfe ein Stigmenpaar besitzen, läßt schließen, daß es sich hier um eine Neubildung handelt, denn es sind die höchstentwickelten und nicht die tiefsten Formen, bei denen es auftritt. Die Mundteile der Collembolen haben manche Ähnlichkeit mit jenen der Entotrophi, sind aber, wie mir scheint, weniger reduziert. Noch im Tertiär gab es Formen, bei denen frei hervorragende Taster sichtbar waren. Es wird demnach kaum statthaft sein, diese letzte hoch spezialisierte Hexapodengruppe von einer der drei vorhergehenden abzuleiten, sondern entweder von bereits hexapoden Vorfahren derselben, welche aber noch besser entwickelte Abdominalgliedmaßen besaßen, oder von ganz fremden Formen unter Annahme weitgehender Konvergenzerscheinungen.



Stammbaum der Insektenordnungen.

IV. Die Stellung der Insekten im Systeme der rezenten Organismen.

Diese Zusammenstellung, welche natürlich keinerlei Anspruch auf Vollkommenheit und Originalität erheben will, soll dazu dienen, jenen Entomologen, welche nicht leicht Gelegenheit haben, sich in anderen Reihen des Organismenreiches zu orientieren, einen Begriff von der Rolle zu geben, welche die Objekte ihres Lieblingsstudiums in diesem unendlich großen Reiche spielen. Zugleich soll sie ermöglichen, den relativen Verwandtschaftsgrad der einzelnen Tier- und Pflanzengruppen zu erkennen und auf diese Weise einen Stammbaum ersetzen, der sich heute noch recht schwer in halbwegs befriedigender und übersichtlicher Weise herstellen ließe. Einige Hinweise über die mutmaßliche Abstammung einzelner Gruppen mögen diesen Zweck fördern.

Ich unterscheide hier absichtlich nur die Kategorien **Phylum** = Stamm, **Divisio** = Abteilung, *Classis* = Klasse, *Legio* = Legion, Superordo = Überordnung und Ordo = Ordnung, weil ich, wie schon früher erwähnt, eine zu weitgehende Gliederung der Gruppen für verwirrend und überflüssig halte, und lasse aus naheliegenden Gründen die der Ordo untergeordneten Gruppen weg.

Phyl.: Schizophyta. *Class.*: *Schizophyceae* (Spaltalgen). Ord.: Chroococconeae, Chamaesiphoneae, Gloeosiphoneae. *Class.*: *Schizomycetes* (Spaltpilze; von Schizophyceae). Ord.: Eubacteria, Myxobacteria. ? *Class.* et Ord.: *Spirochaetae.*

Phyl.: Cytomorpha (Urtiere). *Class.*: *Mastigophora* (Geißelinfusorien). *Leg.*: *Flagellata.* Ord.: Phytomonadina (Volvoceae usw.), Euglenoidina, Chromomonadina, Monadidea, Polymastigina (Pantostomatina, Rhizomastigina). *Leg.*: *Dinoflagellata* (Peridinea). Ord.: Dinifera, Adinia. *Leg.* et Ord.: *Cystoflagellata.* ? *Class.*: et Ord. *Catenata* (Haplozoa). ? *Class.* et Ord.: *Trichonymphida* (Lophomonadina). *Class.*: *Rhizopoda* (Wurzelfüßer; von Flagellaten). Ord.: Amoebina (Amöben), Mycetozoa (Myxomycetes, Myxophyta; Pilztiere oder Schleimpilze), Heliozoa (Sonnentierchen), Radiolaria, Foraminifera. *Class.*: *Sporozoa* (Sporentiere; von Flagellaten). *Leg.*: *Telosporida.* Superord.: Coccidiomorpha. Ord.: Coccidia, Haemosporidia. Superord.: Gregarinida. Ord.: Eugregarinaria, Amoebosporidia. *Leg.*: *Neosporida.* Superord.: Cnidosporidia. Ord.: Myxosporidia, Microsporidia. Superord. et Ord.: Sarcosporidia.

Phyl.: Cytoidea (Infusoria ? von Ur-Flagellaten). *Class.*: *Ciliata* (Wimperinfusorien). Ord.: Holotrichia, Heterotrichia, Oligotrichia Hypotrichia, Peritrichia. *Class.* et Ord.: *Acinetina* (Saugfusorien; von Ciliaten). ? *Class.* et Ord.: *Monomastigoidea.*

Phyl.: Zygophyta ? von Flagellaten). *Class.* et Ord.: *Bacillarieae* (Kieselalgen). *Class.* et Ord.: *Conjugatae.*

Phyl. et *Class.*: **Phaeophyta** (Braunalgen; ? von Chromomonadinen). Ord.: Phaeosporeae, Akinetosporeae, Cyclosporeae.

Phyl.: Rhodophyta (Rotalgen; ? von Flagellaten). *Class.*: *Florideae.* Ord.: Nemalioneae, Gigartineae, Rhodymenieae, Ceramieae, Cryptonemieae. ? *Class.* et Ord.: *Bangieae* (vielleicht zu Chlorophyceae).

Phyl.: Euthallophyta. *Class.*: *Chlorophyceae* (Grünalgen; von Flaggellaten. Die von den Botanikern hierher gestellten Volvoceen

rechne ich zu den Phytomadinen). Ord.: Ulotricheae, Siphoneae, Characeae. *Class.*: *Fungi* (Pilze und Flechten; von Chlorophyceen). Ord.: Phycomycetes, Ascomycetes + Ascolichenes, Bassidiomycetes + Bassidiolichenes.

Phyl.: Cormophyta (Gefäßpflanzen; ? von Chlorophyceen). **Divis.: Archegoniatae** (Gefäßkryptogamen). *Class.*: *Bryophyta* (Moose). *Leg.*: *Musci* (Laubmoose). Ord.: Bryales, Sphagnales, Andreaeales. *Leg.*: *Hepaticae* (Lebermoose). Ord.: Jungermanniales, Marchantiales, Anthocerotales. *Class.*: *Pteridophyta* (? von Bryophyten). *Leg.*: *Lycopodiinae*. Ord.: Selaginellales, Lycopodiales (Bärlappgewächse). *Leg.* et Ord.: *Psilotinae*. *Leg.* et Ord.: *Equisetinae* (Schachtelhalme). *Leg.* et Ord.: *Isoëtinae*. *Leg.*: *Filicinae* (Farne). Superord.: Eusporangiatae. Ord.: Ophiolgossales, Marattiales. Superord.: Leptosporangiatae. Ord.: Filicales, Hydropteridales. **Divis.: Anthophyta** (Blütenpflanzen: von Farnen). *Class.*: *Gymnospermae* (Nacktsamige). *Leg.* et Ord.: *Cycadinae* (Sagopalmen), *Ginkgoinae*, *Coniferae* (Nadelbäume), *Gnetinae*. *Class.*: *Angiospermae* (Laubpflanzen). *Leg.*: *Dicotyledones*. Superord.: Monochlamydeae. Ord.: Verticillatae, Fagales, Myricales, Juglandales, Salicales, Urticales, Proteales, Santalales, Polygonales, Piperales, Hamamelidales, Centrospermae, Tricoccae. Superord.: Dialypetalae. Ord.: Polycarpicae, Rhoeadales, Parietales, Guttiferales, Columniferae, Gruinales, Terebinthales, Celastrales, Rhamnales, Rosales, Myrtales, Umbelliflorae. Superord.: Sympetalae. Ord.: Plumbaginales, Bicornes, Primulales, Diospyrales, Convolvulales, Tubuliflorae, Contortae, Ligustrales, Rubiales, Synandrae. *Leg.*: *Monocotyledones*. Ord.: Helobiae, Liliiflorae, Enanthioblastae, Cyperales, Glumiflorae, Scitamineae, Gynandrae, Spadiciflorae.

? **Phyl.** *Class.* et Ord.: **Mesocoelia** (Salinella) (? von Flagellaten).

? **Phyl.** *Class.* et Ord.: **Amoebophryaria** (? von Flagellaten).

? **Phyl.** *Class.* et Ord.: **Sphaeripararia** (Sphaeripara-Lohmanella) (? von Flagellaten).

Phyl.: Spongiaria (Schwämme: von Monadiden). *Class.*: *Calcarea* (Kalkschwämme). Ord.: Homocoela, Heterocoela. *Class.*: *Hexactinellida* (Glasschwämme). Ord.: Hyalospongiae, Hexaceratina. *Class.*: *Desmospongiae* (Rindenschwämme). Ord.: Tetractinellida, Monaxona, Monoceratida.

Phyl.: Mesozoa (? von Flagellaten). *Class.*: *Rhombozoa*. Ord.: Dicyemida, Heterocyemida. *Class.* et Ord.: *Orthonectida*.

Phyl.: Coelenterata (Hohltiere oder Cnidaria, Nesseltiere; von Flagellaten über Ur-Gasträen). *Class.*: *Hydrozoa*. Ord.: *Hydroidea* (Polypen), Hydrocoralliae (Milleporen), Anthomedusae, Leptomedusae, Trachomedusae, Narcomedusae, Siphonophora (Röhrenquallen), *Class.* et Ord.: *Pteromedusae* (Tetraplatia). *Class.*: *Scyphozoa* (Quallen). Ord.: Cubomedusae (Würfelquallen), Stauromedusae (Becherquallen), Peromedusae (Taschenquallen), Discomedusae (Scheibenquallen). *Class.*: *Anthozoa* (Blumentiere, Korallen). *Leg.*: *Alcyonaria*. Ord.: Protalcyonacea, Stolonifera, Coenothecalia, Alcyonacea, Gorgonacea, Pennatulacea. *Leg.*: *Zoantharia*. Ord.: Edwardsiidea, Actiniaria (Seeanemonen), Madreporaria (Steinkorallen), Zoanthida, Antipataria, Ceriantharia.

? **Phyl.**: *Class.* et Ord.: **Gastrodoidea** (für Gastrodes; ? von Flagellaten über Ur-Gasträen).

? **Phyl.** *Class.* et Ord.: **Hydroctenoidea** (für Hydroctena Dawyd.; ? von Flagellaten über Ur-Gasträen).

Phyl.: Ctenophorae (Rippenquallen; von Flagellaten über Ur-Gasträen). *Class.: Tentaculata.* Ord.: Cydippidea, Lobata, Cestoidea. Platyctenea. *Class.* et Ord.: *Nuda.*

Phyl.: Platodes (Plattwürmer; von Flagellaten über Ur-Gasträen). *Class.: Turbellaria* (Strudelwürmer). Ord.: Polycladida, Tricladida, Rhabdocoelidia. *Class.: Trematodes* (Saugwürmer; von Turbellarien). Ord.: Heterocotylea, Malacocotylea. *Class.* et Ord.: *Cestodes* (Bandwürmer; von Trematoden).

Phyl.: Nemertina (Schnurwürmer; ? von Flagellaten über Ur-Gasträen). *Class.* et Ord.: *Hoplonemertea. Class.: Anopla.* Ord.: Schizonemertea, Palaeonemertea.

Phyl.: Articulata (Gliedertiere: von Flagellaten über Gasträen bzw. Trochophoren). **Divis.** et *Class.*: **Rotifera** (Rädertiere). Ord.: Bdelloidea. Floscularlaceа, Melicertacea, Seisonida, Ploima, Scirtopoda, Asplanchnacea. **Divis.** et *Class.*: **Gastrotricha** (von Rotatorien). Ord.: Euichthydina, Apodina. **Divis.**, *Class.* et Ord.: **Kinorhyncha** (von Rotatorien). **Divis.**, *Class.* et Ord.: **Tardigrada** (Bärentierchen, von Rotatorien). **Divis.**, *Class.* et Ord.: **Dinophilea** (von Rotatorien). **Divis.**, *Class.* et Ord.: **Histriobdelloidea** (? + Cirrodrilus) (von Rotatorien). **Divis.: Gephyrea** (von Rotatorien über ?). *Class.* et Ord.: *Echiuroidea, ? Epithetosomatoidea, Priapuloidea, Sipunculoidea.* **Divis.: Annulata** (= Annelida. Von Rotatorien). *Class.: Chaetopoda* (Borstenwürmer). Ord.: Archiannelida, Polychaeta, Oligochaeta. *Class.* et Ord.: *Myzostomida* (von Chaetopoden). *Class.: Hirudinea* (Blutegel: von Chaetopoden). Ord.: Rhynchobdellae, Gnathobdellae. **Divis.**, *Class.* et Ord.: **Malacopoda** (= Onchyophora: von Polychaeten). **Divis.: Arthropoda** (Gliederfüßer; von Polychaeten). *Class.: Crustacea* (Krebse: von Polychaeten über Trilobiten). *Leg.: Branchiopoda* (Kiemenfüßer; von Trilobiten). Ord.: Phyllopoda, Cladocera. *Leg.: Copepoda* (von Phyllopoden oder Trilobiten). Ord.: Eucopepoda, Branchiara. *Leg.* et Ord.: *Ostracoda* (Muschelkrebse; von Phyllopoden). *Leg.* et Ord.: *Cirripedia* (Rankenfüßer: von Trilobiten oder Phyllopoden). *Leg.* et Ord.: *Leptostraca* (von Ur-Phyllopoden oder Trilobiten). *Leg.: Malacostraca* (Schalenkrebse: von Ur-Phyllopoden oder Trilobiten). Ord.: Syncarida (= Anomostraca). Mysidacea (Spaltfüßer), Cumacea, Isopoda (Asseln), Amphipoda (Ringelkrebse), Stomatopoda (Heuschreckenkrebse), Euphausiacea, Decapoda (Panzerkrebse). *Class.* et Ord.: *Pycnogonoidea* (= Pantopoda: Asselspinnen). *Class.* et Ord.: *Xiphosura* (Schwertschwänze; von Ur-Merostomen bzw. Triboliten). *Class.: Arachnoidea* (Spinnentiere; von Ur-Merostomen). Ord.: Scorpionidea (Skorpione), Pedipalpi (Geißelskorpione), Araneae (Webspinnen), Palpigradi, Solifugae (Walzenspinnen); Chernetidea (Afterskorpione), Podogona, Phalangidea (Weberknechte), Acarina (Milben). *Class.: Diplopoda* (Tausendfüßer: von Trilobiten). Ord.: Chilognatha (Schnurasseln), Pselaphognatha. *Class.* et Ord.: *Pauropoda* (? von Ur-Diplopoden). *Class.* et Ord.: *Symphyla* (? von Ur-Diplopoden). *Class.* et Ord.: *Schizotarsia* (Spinnenläufer, ? von Ur-Chilopoden). *Class.* et Ord.: *Chilopoda* (Bandasseln, Skolopender; von Trilobiten). *Class.: Insecta* (Insekten; von Trilobiten). *Leg.: Pterygogenea.* Superord. et Ord.: Ephemerida (Eintagsfliegen; von Palaeodictyopteren über Protephemeroiden). Superord. et Ord.: Odonata (Libellen; von Palaeodictyopteren über Protodonaten). Superord. et Ord.: Perlariae (von Palaeodict.). Superord. et Ord.: Embiodea (von Palaeodict. ? über Hadentomoidea).

Superod.: **Orthoptera** (Geradflügler; von Protorthopteren bzw. Palaeodict.). Ord.: Saltatoria (Henschrecken: von Protorthopt.). Phasmida (Stabheuschrecken; von Saltatorien). Dermaptera (Ohrwürmer, von Saltatorien), Diploglossata (von Saltatorien), Thysanoptera (= Physopoda, Blasenfüßer; von Saltatorien). Superord.: Blattaeformia (Schabenähnliche; von Protoblattoiden bzw. Palaeodictyopteren). Ord.: Blattariae (Schaben; von Protoblattoiden), Mantodea (Fangheuschrecken; von Protoblattoiden), Isoptera (Termiten; von Blattarien), Zoraptera (? von Blattarien), Corrodentia (= Copeognatha. Staubläuse usw: ? von Blattarien), Mallophaga (Pelzfresser; von Corrodentien). Siphunculata (Läuse; von Mallophagen). Superord.: Coleopteroidea. Ord.: Coleoptera (Käfer; ? von Protoblattoiden), Strepsiptera (Fächerflügler; von Coleopteren). Superord. et Ord.: Hymenoptera (Hautflügler: ? von Protoblattoiden). Superord.: Planipennia (Netzflügler; von Palaeodictyopteren). Ord.: Megaloptera, Raphidides, Neuroptera. Superord.: Panorpoidea (über Megasecopteren von Palaeodictyopteren). Ord.: Panorpatae (Skorpionfliegen), Trichoptera (Köcherfliegen, Frühlingsfliegen; von Panorpaten), Diptera (Zweiflügler, Fliegen; von Panorpaten), Suctoria (Flöhe; von Dipteren), Lepidoptera (Schmetterlinge; von Panorpaten). Superord.: Hemiptera (Halbflügler, Schnabelkerfe; über Protohemipteren von Palaeodictyopteren). Ord.: Heteroptera (Wanzen), Homoptera (Zikaden nud Pflanzenläuse). *Leg.*: *Apterygogenea* (? von Pterygogenen). Ord.: Thysanura (Borstenschwänze), Entotrophi, Protura, Collembola (Springschwänze). ? **Divis.**, *Class.* et Ord.: **Linguatulida** (= Pentastomida, Zungenwürmer), **Gordiacea** (Saitenwürmer), **Nectonematoidea.**

Phyl. *Class.* et Ord.: **Nematodes** (Faden- oder Rundwürmer; (von Gasträen über ?).

Phyl. *Class.* et Ord.: **Acanthocephali** (Kratzer).

Phyl. *Class.* et Ord.: **Phoronidea** (Kranzfühler; von Ur-Trochophoren).

Phyl.: Bryozoa (Moostierchen; von Ur-Trochophoren). *Class.*: *Ectoprocta.* Ord.: Phylactolaemata, Gymnolaemata. *Class.* et Ord.: *Entoprocta.*

Phyl. et *Class.*: **Brachiopoda** (Armfüßer; von Gasträen über ?). Ord.: Testicardines, Ecardines.

Phyl.: Mollusca (Weichtiere; von Ur-Trochophoren). **Divis.: Amphineura.** *Class.*: *Aplacophora.* Ord.: Neomenioidea. Chaetodermatoidea. *Class.* et Ord.: *Placophora* (Käferschnecken). **Divis.: Conchifera.** *Class.*: *Lamellibranchiata* (Muscheln). Ord.: Protobranchiata. Filibranchiata, Pseudolamellibranchiata, Eulamellibranchiata, Septibranchiata. *Class.* et Ord.: *Scaphopoda* (Seezähne). *Class.*:. *Cephalopoda* (Kopffüßer). Ord.: Tetrabranchiata, Dibranchiata. *Class.*: *Gastropoda* (Schnecken). Ord.: Prosobranchiata, Opisthobranchiata, Pulmonata. *Class.* et Ord.: *Protocochlides.*

Phyl. *Class.* et Ord.: **Chaetognatha** (Pfeilwürmer; von Ur-Gasträen über ?).

Phyl.: Echinodermata (Stachelhäuter; von Ur-Trochophoren). *Class.* et Ord.: *Crinoidea* (Haarsterne). *Class.*: *Echinoidea* (Seeigel). Ord.: Regularia, Clypeastroidea, Spatangoidea. *Class.*: *Holothurioidea* (Seewalzen). Ord.: Aspidochirota. Elasipoda. Pelagothuriida. Dendrochirota, Molpadiida, Synaptida. *Class.*: *Asteroidea* (Seesterne). Ord.: Spinulosa, Forcipulata, Velata, Paxillosa, Valvata. *Class.*:

Ophiuroidea (Schlangensterne). Ord.: Streptophiurae, Zygophiurae, Cladophiurae.

Phyl. *Class.* et Ord.: **Enteropneusta** (Schlundatmer; von Ur-Trochophoren).

Phyl.: Pterobranchia (von Ur-Trochophoren). *Class.* et Ord.: *Discocephala*, *Rhabdopleurida*.

Phyl.: Chordonia (von Ur-Gasträen über ?). **Divis.: Tunicata** (Manteltiere). *Class.*: *Copelata*. Ord.: Endostylophora, Polystylophora. *Class.*: *Ascidiacea* (Seescheiden). *Leg.* et Ord.: *Luciae*. *Leg.*: *Ascidiae*. Ord.: Tethyodea. Synascidiae. *Class.*: *Thaliacea* (Salpen). Ord.: Desmomyaria, Cyclomyaria. **Divis.** *Class.* et Ord.: **Leptocardii** (Röhrenherzen, Lanzettfischchen; von tunicatenähnlichen Formen). **Divis.: Vertebrata** (Wirbeltiere; von Ur-Leptocardiern). *Class.*: *Cyclostomata* (Rundmäuler). Ord.: Myxinoidea, Petromyzontes. *Class.*: *Pisces* (Fische). *Leg.*: *Plagiostomata*. Ord.: Selachii (Haie), Holocephali (Chimaeren). *Leg.* *Teleostomi*. Ord.: Dipnoi (Lurch- oder Lungenfische), Crossopterygii (Quastenflosser), Chondrostei (Störe), Holostei (Ganoiden), Teleostei (Knochenfische). *Class.*: *Amphibia* (Amphibien, Lurche; von Stegocephalen bzw. Fischen). Ord.: Urodela (Schwanzlurche), Anura (Frösche; von Urodelen), Apoda (Blindwühler; ? von Urodelen). *Class.*: *Reptilia* (Reptilien; von Stegocephalen bzw. Amphibien). *Leg.* et Ord.: *Rhynchocephalia* (Brückenechsen). *Leg.*: *Chelonia* (Schildkröten). Ord.: Thecophora, Atheca. *Leg.* et Ord.: *Crocodilia* (Krokodile). *Leg.*: *Sauria* (Schuppenechsen). Ord.: Lacertilia (Eidechsen), Ophidia (Schlangen). *Class.*: *Aves* (Vögel: von Reptilien). *Leg.*: *Carinatae*. Ord.: Colymbiformes (Taucher), Sphenisciformes (Pinguine), Procellariiformes (Sturmvögel), Ciconiiformes (Störche, Watvögel), Anseriformes (Schwimmvögel), Falconiformes (Raubvögel), Tinamiformes (Steißhühner), Galliformes (Hühner), Gruiformes (Kraniche, Sumpfvögel), Charadriiformes (Regenpfeifer), Cuculiformes (Klettervögel), Coraciiformes (Racken), Passeriformes (Singvögel). *Leg.*: *Ratitae*. Ord.: Struthiones (Strauße), Rheae (Nandus), Megistanes (Kasuare), Apteryges Kiwis). *Class.*: *Mammalia* (Säugetiere; von Reptilien). *Leg.* et Ord.: *Monotremata* (Schnabel- oder Kloakentiere). *Leg.*: *Marsupialia* (Beuteltiere). Ord.: Polyprotodontia, Diprotodontia. *Leg.*: *Monodelphia* (plazentale Säugetiere). Ord.: Insectivora (Insektenfresser), Chiroptera (Fledermäuse), Rodentia (Nager), Nomarthra et Xenarthra (Zahnarme), Carnivora (Raubtiere), Cetacea (Wale), Ungulata (Huftiere), Sirenia (Sirenen), Primates (Affen).

V. Schlußbemerkungen.

Meine zuerst vor mehr als einem Dezennium ausgesprochenen Ansichten über die Stammesgeschichte der Insekten haben von manchen Seiten eine geradezu schroffe Ablehnung erfahren. Man hat sich einerseits nicht mit dem Gedanken vertraut machen wollen, daß die Insekten nicht von landbewohnenden höheren und bereits tracheaten Formen und nicht von bereits höher entwickelten Crustaceen, sondern direkt von den primitivsten branchiaten Arthropoden abgeleitet werden sollen, und anderseits hat man es beanstandet, daß ich eine strahlenartige Aufspaltung mancher Stammgruppe angenommen habe, statt einer dichotomischen, so daß die „näheren Beziehungen" der einzelnen Gruppen bei mir nicht zum Ausdruck kommen.

Ein neuerliches sorgfältiges Studium der ganzen Frage unter steter Rücksichtnahme auf alle bisher gemachten Einwände ergab nun ein Resultat, welches von dem damals erzielten nur in ganz unwesentlichen Punkten abweicht. Mit Bedauern stelle ich aber fest, daß seither keine der Fragen, die ich damals offen lassen mußte, durch die Arbeiten meiner Gegner in exakter Weise gelöst wurde.[1]) Die einzig richtige Kritik, das Bessermachen und Herbeischaffen neuer Belege durch neue Untersuchungen, ist so ziemlich ausgeblieben.

Um Mißverständnissen vorzubeugen, ist es vielleicht nicht unangebracht, hier noch in kurzen Worten anzufügen, wie ich mir ganz im allgemeinen die Evolution des Reiches der Lebewesen vorstelle — ein Glaubensbekenntnis, sonst nichts, denn, wie es wirklich war, kann ja heute wohl niemand mehr beweisen.

In archäischer Zeit, lange vor dem im Vergleiche mit den jüngeren Erdperioden sehr langen Cambrium, entstanden vermutlich mehrerlei höchst einfache, einander daher noch äußerlich ziemlich ähnliche, einzellige Ur-Organismen, deren Hauptfähigkeit darin bestand, anorganische Substanzen zu assimilieren, zu wachsen und sich durch Teilung zu vermehren. Es ist wohl ziemlich gleichgültig, ob wir diese Organismen in eine hypothetische Gruppe zusammenfassen oder gleich in verschiedene Gruppen trennen, etwa in Ur-Schizophyten, Ur-Flagellaten, Ur-Phaeophyten, Ur-Rhodophyten, usw.

Daß nicht alle damals entstandenen Urformen gleich hervorragende Anlagen zu weiterer Entwicklung besaßen (man kann es auch Anpassungsfähigkeit nennen), erscheint begreiflich, und es werden wohl gar manche ausgestorben sein, ohne weiterentwicklungsfähige Nachkommen hinterlassen zu haben. Aber jene, in welchen größere Entwicklungsmöglichkeiten (chemischer und mechanischer Natur) steckten, veränderten sich sicher sehr bald in allen ihnen möglichen Richtungen, sobald nur die äußeren Bedingungen (Reize, Impulse oder wie man es nennen will) vorhanden waren. Die nun bereits vorliegende fertige organische Substanz war jedenfalls einer der ersten Impulse. So kam es wohl, daß sehr bald eine Differenzierung gewisser geeigneter Urformen nach den verschiedensten Richtungen erfolgte, vermutlich nach so vielen, als chemisch und mechanisch möglich waren. Die Chemie der höheren Kohlenstoffverbindungen arbeitet nicht einfach dichotomisch. Sicher trat bald in den verschiedensten Gruppen von Einzelligen eine Erscheinung ein, die wir ja auch noch heute beobachten können, die Bildung von Coenobien, das zeitweise Beisammenbleiben der Abkömmlinge eines Einzelindividuums. Je nach der Art der Zellteilung nahmen diese Coenobien die verschiedensten Formen an: unregelmäßige Klumpen, einfache oder verzweigte Fäden, ein- oder mehrschichtige Flächen, Kugeln und was sich sonst noch erdenken läßt. Manche dieser Coenobien waren nur vorübergehende Erscheinungen, lösten sich eventuell wieder in ihre Elemente auf, andere wurden eine dauernde Institution im Lebenszyklus des betreffenden Organismus; es kam zu einer Differenzierung der einzelnen Zellen, zu einer sogenannten Arbeitsteilung, zur Entstehung vielzelliger Formen, welche teils an einer Unterlage hafteten, teils frei im Wasser schwimmen oder fortgleiten konnten. Nicht nur eine Blastula

[1]) Z. B. vergleichende, entwicklungsgeschichtliche und morphologische Analyse der verschiedenen Tracheensysteme, Speicheldrüsen und Malp. Gefäße; Vergleich der Thoraxmuskulatur sicher sekundär flügelloser Insekten mit Ephemeridenlarven und sogenannten Apterygogenen; usw.

oder Kugel entstand und nicht nur eine Gastrula durch Einstülpung eines Teiles der Kugel, sondern jedenfalls viele ähnliche Gebilde gleichzeitig oder bald nacheinander. Damit war wieder ein großer Schritt getan, es war ein neues Hohlraumsystem gegeben mit einer Öffnung nach außen, ein Ur-Magen und ein Ur-Mund. Es waren wieder viele Möglichkeiten der Weiterentwicklung erzielt, und wir können nicht zweifeln, daß dieselben auch realisiert worden sind. Es konnte z. B. der Ur-Mund Mund und After bleiben oder nur Mund bei Bildung einer 2. Öffnung als After, oder nur After unter Bildung eines neuen Mundes, oder er konnte sich wieder schließen, nachdem zwei oder mehrere neue Öffnungen entstanden waren. Das kann sich aber alles auch an sehr verschiedenen Gastrulaformen vollzogen haben. Auch die weitere Differenzierung der beiden ursprünglichen Keimblätter, die Bildung des 3. Keimblattes, der Leibeshöhle, der Geschlechtsorgane usw. bietet immer mehrere Entwicklungmöglichkeiten und nicht nur deren zwei, und so geht es fort. So wie ein Baumeister aus gleichem Materiale nicht nur immer zweierlei Gebäude, sondern vielerlei errichten kann und anderseits aus verschiedenem Materiale äußerlich ähnliche Bauten, so dürfte wohl auch die Natur imstande gewesen sein, aus den ursprünglichen Gasträen mehrerlei verschiedene radiäre, dann verschiedene zweistrahlige und verschiedene bilaterale Typen zu erzeugen, um schließlich sogar in mehreren Fällen zu einer analogen Metamerie vorzuschreiten.

Eine Sorte von Gasträen war es offenbar, welche zur Entstehung des Cnidariertypus führte, eine andere, aus welcher die Ctenophoren oder die Poriferen hervorgingen. Wieder eine andere lieferte die Turbellarien, andere, vielleicht ähnliche, erzeugten verschiedene trochophoraartige Geschöpfe, aus welchen dann Rotatorien, Anneliden, Mollusken, Echinodermen, Enteropneusten usw. entstanden. Jedenfalls war der Trochophora-Typus wieder ein solcher, der viele Entwicklungsmöglichkeiten besaß, und gleiches gilt wohl für den aus gewissen Trochophoren hervorgegangenen Ur-Anneliden, der schon durch seine zahlreichen Metameren geradezu prädestiniert war, eine große Rolle im Tierreiche zu spielen.

Kein Wunder also, wenn aus dem Ur-Gliederwurme bald eine polymorphe Gesellschaft hervorging, deren einzelne Mitglieder dann recht verschiedene Wege einschlugen. Einem solchen Wurm mag es gelungen sein, sich zur Höhe eines Trilobiten aufzuschwingen und dadurch sofort wieder die Basis für die unglaublichsten Variationen der einzelnen Körperteile zu schaffen.

So wie es einzelne Abkömmlinge fast aller niedriger organisierten Typen versucht haben, dem ewigen Naß zu entfliehen, so versuchten es auch gewisse Anneliden und Trilobiten, und diesen ist es offenbar infolge ihrer schützenden Cuticula am besten gelungen. Daß es vielleicht ziemlich nahe verwandte Trilobiten waren, denen der Übergang zum Landleben auf dem Wege über eine amphibiotische Lebensweise gelang, ist gut möglich. Ob alle Arthropodenreihen ganz gleichzeitig aus Trilobiten hervorgegangen sind oder nacheinander, wissen wir nicht, aber daß die Realisierung des Luftatmungsproblems nicht in einfach dichotomischer Weise erfolgte, sondern auf verschiedenen möglichen Wegen, zeigt uns ja ein Blick auf die Atmungsorgane der verschiedenen Landarthropoden. Wie viele Entwicklungsmöglichkeiten auf der Erwerbung der Flügel beruhten und später wieder auf der Entstehung der Holometabolie, braucht wohl nicht besonders betont zu werden.

In sehr vielen Tier- und Pflanzenreihen wiederholt sich diese Erscheinung einer fast explosiven Entwicklung und Formenbildung, sie wiederholt sich in untergeordneten Gruppen und bis in die Gegenwart. Wer wollte es riskieren, die enorme Formenmasse gewisser Pflanzengruppen (Hieracium, Rosa, Mentha usw.) oder gar der Insekten in dichotomischer Weise als Stammbaum darzustellen [1]?

Gerade die Palaeontologie zeigt uns so recht deutlich, daß die Evolution keine allmählich gleitende, sondern eine etappenweise, sprunghafte war, daß manche Formen fast unverändert durch lange Zeit bestanden, andere aber in kurzer Zeit in eine Fülle von neuen Typen zersplitterten, die man höchstens in Bestimmungstabellen, aber nicht in der Phylogenie dichtotomisch behandeln kann.

Die zahlreichen förmlich vor den Augen des Forschers entstandenen Mutationen der berühmten Oenothera Lamarkiana oder die 1000 verschiedenen „neuen" Formen von Antirrhinum, die durch Kreuzung von zwei Rassen so gut als gleichzeitig auftreten, dürften meinen Standpunkt wohl berechtigt erscheinen lassen. Sie zeigen uns deutlich, was selbst eine einmalige kleine Störung des Gleichgewichtes zu leisten vermag und gestatten wohl einen Schluß auf die Wirkung jener großen Störungen, welche sich im Laufe der geologischen Perioden ereignet haben.

Die organische Natur richtet sich ebensowenig wie die Sprache nach einer Schulgrammatik, sie läßt sich nicht in starre Regeln und in ein streng abgezirkeltes System zwängen. Sie läßt sich nicht schablonisieren.

Darum glaube ich, man sollte sich nicht damit abquälen, die heute existierenden, sicher nachweisbaren Verwandtschaftsgruppen oder systematischen Einheiten nach dem Grade der Ähnlichkeiten, namentlich einzelner Organe, bei dessen Abschätzung ja vielfach der rein subjektive Standpunkt des Forschers mitspielt, in möglichst dichotomischer Weise zu höheren Gruppen zu vereinigen; denn das würde schließlich doch wieder nur zu einem künstlichen, aber überaus komplizierten System und zur Aufstellung zahlloser ganz überflüssiger Kategorie-Namen führen. Man sollte auch endlich einmal von der Aufrechterhaltung der alten üblichen höchsten Kategorien Pflanzen—Tiere, Protozoen—Metazoen, Coelenteraten—Coelomaten u. dergl. abgehen, denn sie sind ja doch aller Voraussicht nach keine rein monophyletischen. Auch wäre es an der Zeit, die sogenannten „Leiter"systeme und Stammbäume aufzugeben, bei denen alle heute lebenden Organismen wie die Sprossen einer Leiter aufeinander folgen, als wären sie wirklich alle die auseinander hervorgegangenen Generationen einer einzigen großen Familie.

Eine dichotomische Aufspaltung der Organismen nach einzelnen Charakteren hat fast immer zu künstlichen Systemen und unnatürlichen Gruppen geführt. Bei der Revision der älteren Literatur (von Aristoteles an!) stoßen wir immer wieder auf solche Gruppen, und jede neuere Arbeit sucht neue Charaktere, stößt die alten Gruppen als „künstliche"

---

[1]) Wie lange müßten z. B. die Coleopteren bestehen, wenn man bedenkt, daß sich die Species seit dem jüngeren Tertiär kaum verändert haben, und man versucht, die vorhandenen Arten, Genera, Familien usw. dichotomisch zu vereinigen. Es müßte z. B. die Gattung Apion etwa zwölfmal so lange bestehen, als Jahre seit dem Mitteltertiär vergangen sind, aber das Genus ist sicher nicht vor der Kreide entstanden. Und wenn wir die vielen ohne Nachkommen erloschenen Formen berücksichtigen, würden wir wohl für die Käfer allein eine unendlich lange Reihe von Gabeln bis weit über das Archaikum hinaus konstruieren müssen.

um und ersetzt sie durch neue, ebenso künstliche. Über die alten Gruppen Ametabolia—Metabolia, Mandibulata—Haustellata, Aptera—Alata, Diptera—Tetraptera, Masticantia—Sugentia u. dergl. geht man heute mit souveränem Lächeln hinweg und denkt nicht, daß die neueren Homoiothoraca—Heterothoraca, Cercophora—Acercaria, Anamerentoma—Holomerentoma, Archipterygota—Metapterygota u. dergl. mehr in kurzer Zeit ebenso der Geschichte angehören werden wie jene; denn es gibt ja noch eine Menge von Charakteren, nach denen man ganz mit dem gleichen Rechte irgendwelche Formen in einen „fundamentalen" Gegensatz zu allen anderen stellen kann. Und immer wird man die eine der beiden Gruppen in bezug auf dieses eine Merkmal als die „ursprünglichere" hinstellen können.

Gewiß ist das Auffinden neuer Charaktere der Weiterentwicklung unserer Systematik sehr ersprießlich, aber es braucht doch nicht immer gleich einen Ausdruck in der Errichtung neuer Gruppen beziehungsweise neuer Namen zu finden, deren Fülle schon nachgerade verwirrend wirkt.

Die Entdeckung neuer, durch allerlei Reduktionserscheinungen oder Neubildungen aberrant gewordener, scheinbar isoliert stehender Typen ist gewiß sehr wertvoll, auch wenn man diese Tiere nicht gleich für uralte übriggebliebene Ur- oder Stammformen erklärt. Wirkliche Ur-Formen leben leider schon lange nicht mehr; aber wir können uns glücklich schätzen, daß die Natur trotz der unendlich langen Zeit noch nicht imstande war, ihre fossilen Reste vollkommen zu zerstören.

VI. Beispiele aus der Literatur.

Begreiflicherweise müßte hier außer der enorm angewachsenen rein phylogenetischen auch der größte Teil der allgemein zoologischen Literatur und die Mehrzahl der Spezialarbeiten morphologischen und systematischen Inhaltes angeführt werden, wozu der verfügbare Raum nicht ausreicht. Es wurde daher nur eine kleine Auswahl unter jenen Werken getroffen, die nach Ansicht des Verfassers geeignet sind, Streiflichter auf die Entwicklung der Insektenphylogenie zu werfen bezw. den Anfänger in das Thema einzuführen.

Die Abstammungslehre. 12 gemeinverst. Vorträge. G. Fischer, Jena. 1911.
Agassiz. (Siehe S. 16.)
Aldrovandus. (Siehe S. 16.)
Aristoteles. (Siehe S. 16.)
Ashmead W. H. The phylogeny of the Hymenoptera. Proc. Ent. Soc. Wash. T. III. 1896. S. 323.
Balfour, F. M. A Treatise on Comparative Embryology. London 1880.
— The Anatomy and Development of Peripatus capensis. Quart. Journ. Micr. Sc. T. XXIII. 1883. S. 213.
Berlese, Ant. Gli Insetti. Milano. 1909—1914.
Boas, J. E. V. Om Peripatus' Stilling i Dyreriget. Övers. Dansk. Vid. Selsk. Forh. 1898. S. 345.
— Lehrbuch der Zoologie (n. Aufl. 1913).
Börner, C. Zur Systematik der Hexapoden. Zool. Anz. T. XXVII. 1904. S. 511.
— Zur Klärung der Beingliederung der Ateloceraten. Zool. Anz. 1904. S. 226.
— Neue Homologien zwischen Crustaceen und Hexapoden. Die Beißmandibel der Insekten und ihre phylogenetische Bedeutung. Archi- und Metapterygota. Zool. Anz. T. XXXIV. 1909. S. 100.
— Die phylogenetische Bedeutung der Protura. Biol. Centralbl. T. XXX. 1910.
Bonavia, E. Studies in the Evolution of Animals. London, N. Y. 1896.
Bordas, L. Classification des Orthoptères d'après les caractères tirés de l'appareil digestif. C. R. Ac. Paris. Vol. 124. 1897. S. 821.
Botke, J. Les motifs primitifs du dessin des ailes des Lépidoptères et leur origine phylétique. Leiden 1916.
Bouvier, E. L. Monogr. des Onychophores. Ann. Sc. Nat. Zool. T. (9) II. 1905. S. 1.

Brauer, F. Neuroptera Austriaca. Wien 1857.
— (Siehe S. 16 u. 299.)
Brongniart, Ch. (Siehe S. 299.)
Bronn, H. G. Untersuchungen über die Entwicklungsgesetze der organ. Welt während der Bildungszeit unserer Erdoberfläche. 1858.
— Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Heidelberg 1859ff.
Blanchard, Em. Hist. Nat. des Ins. 3 Vol. 1840—1841. (Mit Audouin.)
Brullé, A. Insectes in: Expéd. de Morée. Paris. 1832.
— et Audouin. (Siehe S. 16.)
Burmeister. (Siehe S. 16.)
The Cambridge Natural History. 10 Vol. 1896—1909.
Carazzi, D. Proposte di modificazioni alla classificazione sistematica del regno animale. Atti Ist. Venet. Sc. 1906/7. T. LXVI. S. 697.
Carpenter, G. H. On the Relations between the Classes of Arthropoda. Proc. Irish Acad. T. XXIV. 1903. S. 320—360.
— Notes on the Segmentation and Phylogeny of the Arthropoda. Qu. Journ. Micr. Sc. (n. s.). T. XLIX. 1905. S. 469.
Clairville. (Siehe S. 17.)
Claus, K., -Grobben, K. Lehrbuch der Zoologie. 7. Aufl. 1905. 9. Aufl. 1916.
Comstock, J. H. Evolution and Taxonomy. Ithaca 1893.
— The Wings of Insects. Ithaca 1918.
— et A. B. A Manual for the Study of Insects. Ithaca 1895.
Cook, O. F. The Earwig's Forceps and the Phylogeny of Insects. Proc. Ent. Soc. Washingt. V. S. 84—92. 1902.
Crampton, G. C. Notes on the derivation of winged insects through several lines of descent. Ztschr. wiss. Insektenbiol. T. XI. 1915. S. 269.
— The thoracic Sclerites and the systematic Position of Grylloblatta. Entomol. News T. XXVI. 1915. S. 337.
Cuvier. (Siehe S. 17.)
Dacqué, E., Zur Geschichte des Abstammungsgedankens. Neuland des Wissens. II. 74. 1904.
Dana. (Siehe S. 17.)
Delage, Y., et Hérouard, E. Traité de Zoologie concrète. Paris 1896—1909.
Doflein, F. Lehrbuch der Protozoenkunde. 1909.
Dohrn. (Siehe S. 17 et 300.)
Dollo, Louis. La Paléontologie éthologique. Brüssel 1910.
Duméril. (Siehe S. 17.)
Emery, C. Ethologie, Phylogénie et Classification. Comptes rend. 6. Congr. int. Zool. Berne. 1904. S. 160.
— Über Phylogenie und Systematik der Insekten. Biol. Cbl. T. V. 1886. S. 648.
— Proposta di una nuova partizione generale dei metazoi. Rendic. Accad. Sc. Bologna (n. s.) VIII. 1904. S. 61.
Enderlein, G. Über die Morphologie. Gruppierung und syst. Stellung der Corrodentien. Zool. Anz. T. XXVI. 1903.
Fabricius. (Siehe S. 17.)
Fernald, H. T. The Relationships of Arthropods. Stud. Biol. Labor. Hopkins Univ. T. IV. 1890.
De Geer. (Siehe S. 17.)
Geoffroy, E. L. (Siehe S. 17.)
Gerstaecker. (Siehe S. 17.)
Girard. Maurice. Traité élémentaire d'Entomologie. 3 Vol. et Atlas. Paris 1873—1885.
Göldi, E. A. Zur vergleichenden Morphologie der Mundgliedmaßen bei Crustaceen und Insekten. Zool. Anz. T. XXXIX. 1912. S. 482.
— Phylogenie der Hexapoden. Handbuch der Morphologie v. Lang. T. IV. 1914. S. 586.
Goette, Al. Lehrbuch der Zoologie. Leipzig 1902.
Grassi, B. I Progenitori degli Insetti e dei Miriopodi. 1. Morfologia delle Scolopendrelle. Mem. Accad. Torino. S. 2. T. XXXVII. 1886; 2. L'Japyx e la Campodea. Atti Accad. Catania. S. 3. T. XIX. 1886; 3. Contribuzione allo studio dell' Anatomia del genere Machilis. Ibid. (1886.) 4. Cenni anatom. sul genere Nicoletia. Bol. Soc. Ent. Ital. T. XVIII. 1886. 5. Koenenia. Ibid. 1886. 6. Altre ricerche sui Tisanuri. Ibid. 1887. 6. Il sistema dei Tisanuri. Natural. Sicil. 1890. 7. Anat. comp. dei Tisanuri. Mem. accad. Lincei. 1888.
Grobben, K. Die systematische Einteilung des Tierreiches. Verh. zool.-bot. Ges. LVIII. 1908. S. 491.

Grobben, K., u. Heider, K. Das zoologische System. Verh. zool.-bot. Ges. Wien. T. LXI. 1911. S. 1.
Haase, Er. Die Vorfahren der Insekten. Sitzber. nat. Ges. Isis. Dresden (1886) 1887. S. 85.
— Die Abdominalanhänge der Insekten. Morphol. Jahrb. T. XV. 1889. S. 331.
Haeckel, E. (Siehe S. 18.)
— Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Tierreichs und die Homologie der Keimblätter. Jen. Zeitschr. Nat. VIII. 1874. S. 1.
Haliday, A. H. An Epitome of the Brit. Genera, in the Order Thysanoptera. Entomol. Magaz. T. III. 1836. S. 439.
Handlirsch, Ant. Zur Phylogenie der Hexapoden. Sitzber. Akad. Wissensch. Wien. Math.-nat. Kl. T. CXII. (1) 1903. S. 716—738.
— Zur Systematik der Hexapoden. Zool. Anz. T. XXVII. 1904. S. 733.
— Phylogenetisches über Insekten. Zool. Anz. T. XXVIII. 1905. S. 664.
— Über Phylogenie der Arthropoden. Verh. zool.-bot. Ges. Wien. T. LVI. 1906. S. 88—103.
— Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig 1906—1908.
— Über Relikte. Verh. zool.-bot. Ges. Wien. T. LIX. 1909. S. (183).
— Über einige Beziehungen zwischen Palaeontologie, geogr. Verbr. und Phylogenie der Insekten. Trans. 2. Ent. Congr. Oxford. 1912. S. 248. 1913.
— Beiträge zur exakten Biologie. Sitzber. Akad. Wissensch. Wien. Math. Kl. T. 122. (1) 1913. S. 361.
— (Siehe S. 301.)
Hansen, H. J. Zur Morphologie der Gliedmaßen und Mundteile bei Crustaceen und Insekten. Zool. Anz. T. XVI. 1893
Hatschek, Berth. Lehrbuch der Zool. Jena 1888—1891.
— Das neue zoologische System. Leipzig 1911.
Henneguy, L. Fél. Les Insectes. Paris 1904.
Hertwig, R. Lehrbuch der Zoologie. 8. Aufl. 1907. 10. Aufl. 1912.
Hertwig, O. Allgemeine Biologie. 4. Aufl. 1912.
— Das Werden der Organismen. Jena 1916.
Heymons, R. Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica. Heft 33. 1907.
— Brehms Tierleben. II. Band. 4. Aufl. Leipzig u. Wien 1915.
Holmgren, Nils. Zur vergl. Anatomie des Gehirns von Polychaeten, Onychophoren usw. Kgl. Vet. Ak. Handl. V. 56. Nr. 1. 1916.
Huxley, T. H. On the Classification of the Animal Kingdom. Journ. Linn. Soc. Lond. Zool. T. XII. 1876.
Jaekel, Otto. Beiträge zur Beurteilung der Trilobiten. Ztschr. deutsch. Geol.-Ges. T. LIII. 1901. S. 133.
— Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung. Jena 1902.
Kennel, Die Verwandtschaftsverhältnisse der Arthropoden. Schriften Nat. Ges. Dorpat 1891. T. VI.
Kingsley, J. S. The Classification of Arthropoda. Amer. Natural. T. XXVIII. 1894.
— Is the group Arthropoda a valid one? Amer. Nat. V. XVII. 1883. S. 1034.
Kirby, W. Strepsiptera, a new Order of Insects proposed. Trans. Linn. Soc. Lond. T. XI. 1813. S. 86.
— et Spence, W. (Siehe S. 18.)
Klapalek, Fr. Noch einige Bemerkungen über die Gonopoden der Insekten. Zool. Anz. T. XXVIII. 1904. S. 255—259.
— Über die Gonopoden der Insekten und die Bedeutung derselben für die Systematik. Zool. Anz. T. XXVII. 1904. S. 449—453.
Kolbe, H. J. Die Vorläufer (Prototypen) der höheren Insektenordnungen im palaeozoischen Zeitalter. Berlin. Ent. Zeit. T. XXVIII. 1884. S. 167—170.
Korschelt, E., u. Heider, K. Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgesch. der wirbellosen Tiere. 1890.
Lamarck. (Siehe S. 18.)
Lameere, Aug. La raison d'être des métamorphoses chez les insectes. Ann. Soc. Ent. Belg. T. XLIII. 1900. S. 619.
— La Paléontologie et les Métamorphoses des Insectes. Ann. Soc. entom. Belg. T. LII. 1908. S. 127—147.
Lang, A. Mittel und Wege phylogenetischer Erkenntnis. Jena 1887.
— Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbell. Tiere. Jena 1889—1901. Neue Aufl. Handbuch der Morph. der wirbellosen Tiere. IV. Arthrop. 1913/14.

Ray-Lankester, E. Notes on the Embryology and Classification of the animal kingdom. Quart. Journ. Micr. Sc. (n. s.) XVII. 1877. S. 399.
— Limulus an Arachnid. Quart. Journ. Micr. Sc. T. XXI. 1881. S. 514 u. 609.
— A Treatise on Zoology. T. I—IX. 1900—1909.
— The Structure and Classification of the Arachnida. Quart. Journ. R. Micr. Soc. T. XLVIII. 1904. S. 165.
Latreille. (Siehe S. 18.)
Leach. (Siehe S. 18.)
Mac Leay. (Siehe S. 19.)
Leuckart, Rud. Über die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Tiere. 1848.
Linné. (Siehe S. 19.)
Lubbock, J. On the Origin of Insects. Journ. Linn. Soc. V. XI. 1873. S. 422.
— (Siehe S. 19.)
Lydekker, B., The Palaeontological Case for Evolution. Knowledge. XXVI. 1903.
Mayer, P. (Siehe S. 19.)
Mehnert, E. Biomechanik. Jena 1898.
Müller Fritz. Für Darwin. 1864.
Naef, A. Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte. Jena 1917.
Navás, Longinos. Observaciones sobre el orden de los Neuropteros. Mem. Ac. Barcelon. V. 1905.
Newman. (Siehe S. 19.)
Nitsch, Chr. L. Die Familien und Gattungen der Tierinsekten. Magazin der Entom. T. III. 1818. S. 261.
Olivier. (Siehe S. 19.)
Osborn, Herb. Origin and Development of the parasitic Habit in Mallophaga and Pediculidae. Insect Life. T. IV. 1892. S. 187.
Osborn, H. F. Origin of Single Characters as observed in Fossils and living Animals and Plants. Amer. Nat. V. 49. 193. 1915.
Oudemans, A. C. Die gegenseitige Verwandtschaft, Abstammung und Classification der sogen. Arthropoden. Tijdschr. Nederl. Dierkund. Vereening. Ser. 2. Deel I. Afl. 2. 1885. S. 37.
Oudemans. J. Th. De Nederlandsche Insecten. Haag. 1896—1900.
Packard., A S. (Siehe S. 19.)
— The Ancestry of Insects. Amer. Natur. T. III. 1869. S. 45.
— Guide to the Study of Insects. I. Ed. 1870. 6. Ed. New York 1876.
— Scolopendrella and its position in Nature. Amer. Nat. T. XV. 1881. S. 698.
— A half century of Evolution. Amer. Nat. XXXII. 623. 1898.
— Hints on the Classification of the Arthropoda; The Group a polyphyletic one. Proc. Amer. Philos. Soc. T. XLII. 1903. S. 142—161.
Peyerimhoff, P. de. Sur l'application de la loi phylogénétique de Brauer. Bull. Soc. Ent. France. 1900. S. 219—223.
Plateau, F. Qu'est-ce que l'aile d'un Insecte? Stett. Ent. Zeit. T. XXXII. 1871. S. 33.
Poche, Franz. Die Klassen und höheren Gruppen des Tierreichs. Arch. f. Naturg. LXXVII. 1911. S. 63.
Pockock, R. J. On the classification of the Tracheate Arthropoda. Zoolog. Anz. T. XVI. 1893. S. 271.
Prell, Heinr. Beiträge zur Kenntnis der Proturen. II. Zool. Anz. T. XXXIX. 1912. S. 357.
Ray. (Siehe S. 20.)
Retzius. (Siehe S. 20.)
Richters, F. Tardigraden-Studien. Ber. Senckenberg-Ges. Frankf. T. XL. 1909. S. 28.
Rimsky-Korsakow, M. Über die systematische Stellung der Protura. Zool. Anz. T. XXXVI. 1911. S. 164.
Schepotieff, Alex. Studien über niedere Insekten. Zool. Jahrb. Syst. T. XXVIII. 1909. S. 121.
— Die biochemischen Grundlagen der Evolution. Erg. Fortschr. Zool. IV. S. 285. 1913.
Schierbeck, A. On the setal pattern of caterpillars and pupae. Leiden 1917.
Schimkewitsch, Wl. Beitrag zur Frage über die Abstammung der Crustaceen. Trav. Soc. Nat. Petersb. XXX. S. 43—48. 1900.
Schmidt, H. Das biogenetische Grundgesetz. E. Haeckel und seine Gegner. Frankfurt a. M. 1909.

Schneider, K. C. Lehrbuch der vergl. Histologie der Tiere. Jena 1902.
Schoch, G. Über die Gruppierung der Insekten-Ordnungen. Mitt. Schw. Ent.-Ges. T. VII. 1884. S. 34.
Scopoli. (Siehe S. 20.)
Scudder, S. H. (Siehe S. 304.)
Sedgwick, A. On the origin of Metameric Segmentation and some other morphological questions. Quart. Journ. Micr. Sc. T. XXIV. 1884. S. 43.
— A Monograph of the Species of Peripatus. Qu. Journ. Micr. Sc. T. XXVIII. 1888. S. 431.
Sharp, D. (Siehe S. 20.)
— Some points in the classification of Insecta Hexapoda. Congr. Int. Zool. IV. 1898. S. 246.
Shipley, A. E. The orders of Insects. Zool. Anz. 1904. S. 259.
Siebold, C. T. v. Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Tiere. 1845—1848.
Silvestri, F. Descrizione di un nuovo ordine di insetti. Boll. Labor. Zool. Portici. T. VII. 1913. S. 193.
Smith, J. B. A classification of the Orders of Insects. Proc. Ent. Soc. Washingt. T. IV. 1896, und: Science N. S. 1897. (2.) T. V. S. 671.
Snodgrass, R. E. A comparative study of the Thorax in Orthoptera, Euplexoptera and Coleoptera. In: Proc. Ent. Soc. Washingt. IX. S. 95—108. 4 pl. 1908.
Strasburger, E., Noll, F., Schenck, H., Schimper, A. F. W. Lehrbuch der Botanik 1913.
Sulzer. (Siehe S. 20.)
Swammerdam. (Siehe S. 20.)
Thompson, Dètey W. Magnalia Naturae. Zoologist (4), XV. 351. 1912.
Tschulok, S. Das System der Biologie. Jena 1910.
Watase, S. On the Morphology of the Compound Eyes of Arthropods. Stud. Biol. Labor. Hopkins Univ. T. IV. 1890. S. 287.
Weismann, A. Vorträge über Deszendenztheorie. 3. Aufl. 1913.
Westwood. (Siehe S. 21.)
Wettstein, R. Handbuch der Botanik. 2. Aufl. Leipzig u. Wien. 1911.
Wirén, Einar. Zur Morphologie und Phylogenie der Pantopoden. Zool. Beitr. aus Uppsala. V. 6. 1918.
Wood-Mason, J. Morphological Notes bearing on the Origin of Insects. Trans. Ent. Soc. Lond. 1879. S. 145.
Woltereck, R. Wurmkopf, Wurmrumpf und Trochophora. Zool. Anz. XXVIII. S. 273—322. 1904.
Woodworth, C. W. The Wingveins of Insects. Univ. Californ. Publicat. Techn. Ser. Entomol. T. I. Nr. 1. S. 1—152. 1906.
— The Classification of Insects. Entomol. News. XVIII. S. 243—247. 1907.
Ziegler, H. E. Über den derzeitigen Stand der Deszendenzlehre in der Zoologie. Jena 1902.

Abgeschlossen Ende 1919. Nachträge zu den ersten 8 Kapiteln werden am Schlusse des Bandes gebracht.

Neuntes Kapitel.

Systematische Übersicht.

Von **A. Handlirsch**, Wien.

Inhaltsübersicht.

Wenn auch heute das „System" nicht mehr das Endziel biologischer Forschung bildet, hat die Systematik dennoch nichts von ihrer Bedeutung eingebüßt.

Vergleichende Beschreibung und Einteilung der Tierformen nach ihrer Blutsverwandtschaft bildet nach wie vor die Grundlage für alle anderen Zweige unserer Wissenschaft. Ohne Systematik ist weder eine Erblichkeitsforschung noch eine Palaeontologie, Biogeographie oder Ökologie denkbar. Alle diese Richtungen müßten sofort ihre Tätigkeit einstellen, wenn die Systematik verloren ginge. Die Geringschätzung, mit der man von manchen Seiten der Systematik entgegentritt, entspringt zum Teil der Ignoranz oder Arroganz und ist daher in diesem Falle nicht ernst zu nehmen. Zum Teil freilich wird unsere Systematik von manchen ihrer Vertreter selbst in Mißkredit gebracht, wenn sie, als Sport betrieben, in ein geistloses Anhäufen neuer Namen ausartet.

Naturgemäß wird die Arbeit des Systematikers zunächst eine analytische sein. Parallel zur Analyse muß aber die Synthese laufen, die das Verwandte zu höheren Gruppen zusammenfaßt. Und gerade mit dieser Synthese beginnt die wirklich wissenschaftliche Arbeit des Systematikers.

Das System kann und wird nie ein getreues Abbild der Stammesentwicklung sein, denn die unzähligen Zweige einer riesigen Baumkrone lassen sich nicht linear anordnen. Neben der Abstammung wird immer auch der Grad der morphologischen Differenzierung für die Bewertung der Gruppen maßgebend sein. Ein System wird nicht unnatürlich, wenn man z. B. einen aberranten parasitischen Zweig

der malakodermen Coleopteren als eigene Insektenordnung auffaßt, statt als Unterfamilie. Es wird aber unnatürlich, wenn man reduzierte Formen verschiedener Herkunft auf Grund ihrer konvergenten Merkmale zu einer Gruppe vereinigt. Wir können heute schon verlangen, daß alle systematischen Gruppen auch phylogenetisch reine Einheiten sind.

Über den Rang, den wir einer Gruppe zuerkennen, läßt sich streiten, doch erscheint es mir schon aus praktischen Gründen angezeigt, Maß zu halten und das System nicht, wie es in den letzten Jahrzehnten geschah, durch übermäßige Zergliederung der Familien bzw. Gattungen usw. unnütz zu komplizieren und namentlich für biogeographische Zwecke unbenutzbar zu machen. Es muß nicht jede oft unbewiesene oder sogar unbeweisbare phylogenetische Hypothese sofort ihren Ausdruck im System finden.

Daß ich in nomenklatorischer Hinsicht der konservativen Richtung huldige, ist aus meinen Nomenklaturregeln zu ersehen, an die ich mich auch in der folgenden Übersicht halten will. Es ist meine feste Überzeugung, daß wir nur auf diesem Wege endlich zu erträglichen Zuständen gelangen und die Systematik vor dem Rufe der Lächerlichkeit bewahren werden.

Da es nicht möglich ist, auf dem allzu eng bemessenen Raume alle Familien und Unterfamilien mit ihrer Synonymie, Verbreitung und Ökologie auch nur halbwegs ausführlich zu behandeln, will ich mich mit einer möglichst kurzen Charakteristik begnügen, um Raum für die Angabe der wichtigsten Literatur zu gewinnen.

Zur Illustration wähle ich prinzipiell typische, „normale" Formen in meist schematischer Ausführung, denn die Vorführung besonders auffälliger, „aberranter" Typen fällt nicht in den Plan des Buches.

In dem unten folgenden Bestimmungsschlüssel dagegen ist auch auf diese „aberranten" Typen weitgehend Rücksicht genommen. Es ist m. W. der erste Versuch, alle Insektenordnungen der Erde nebst ihren Jugendformen in einer Tabelle zu vereinigen. Wie in den weiterfolgenden Familientabellen, habe ich mich auch hier bemüht, in erster Linie Merkmale zu verwenden, die leicht und ohne Zerstörung des Objektes sichtbar sind.

Raummangel zwingt mich, Anatomie, Geographie, Ökologie und ökonomische Bedeutung nur ganz flüchtig zu streifen und den Leser auf die betr. Kapitel dieses Handbuches sowie auf Brehms Tierleben (in seiner neuen Heymons'schen Bearbeitung) zu verweisen. Der historische Teil mußte auf eine Synonymenliste zusammengedrängt werden. Deutsche Namen wurden nur jene genannt, die bereits eingebürgert sind; die zahlreichen in neuerer Zeit „gemachten" will ich lieber ignorieren und an deren Stelle Transkriptionen der lateinischen Namen vorschlagen, denn Übersetzungen der lateinischen Namen merkt man sich kaum leichter als diese.

Klasse: Insecta (Insekten).

Insecta L. pp. et auctorum. Hexapoda Latr.

Bilaterale Tiere von äußerst verschiedener Gestalt und Größe mit echter heteronomer Segmentierung und stets deutlicher Chitincuticula, meist an die Ventralseite gerückter Mundöffnung und terminalem After, segmental gegliederter, reich entwickelter, querge-

streifter Muskulatur, dorsalem Blutgefäß und ventralem Nervensystem.

Die ursprüngliche Zahl der Segmente (an denen man einen Rücken- und Bauchteil unterscheidet) beträgt 21, von denen 6 zum Kopfkomplex verschmolzen und 3 zum Thoraxkomplex vereinigt sind. Verschieden modifizierte, meist noch gegliederte ventrale Anhänge (Extremitäten oder Gliedmaßen) meist deutlich, selsbt bei weitestgehender Reduktion noch in der Kopfregion als Rudimente erhalten.

Dem 1. Kopfsegmente gehören die lateralen Komplex- (Facetten-) Augen und die einfachen Stirnaugen an (beide häufig reduziert), dem 2. Segmente die einfachen Fühler oder Antennen (selten ganz reduziert). Das 3. Segment ohne Gliedmaßen. Segment 4—6 mit je einem Kieferpaare (manchmal sehr reduziert). Mundöffnung nach vorn meist durch unpaare Platten, Clipeus und Oberlippe, überdeckt.

Die 3 Segmente des Brustkastens oder Thorax ursprünglich mit je einem Schreitbeinpaar, an dem sich Hüfte, Schenkelring, Schenkel, Schiene und Fußglieder unterscheiden lassen (Modifikationen und Reduktionen sehr häufig). Der 2. und 3. Brustring meistens mit je einem Flügelpaar.

Abdomen (Hinterleib) ursprünglich aus 11 Segmenten und dem Telson (Afterklappe) bestehend. Seine Gliedmaßen in verschiedener Weise modifiziert, oft sehr reduziert und nie als normale gegliederte, den Thorakalbeinen ähnliche Organe erhalten. Reduktion der Segmentzahl des Abdomen im äußersten Falle bis auf 6.

Das Integument verschieden stark entwickelt, meist geradezu als Hautskelett zu bezeichnen. Mit verschiedenen Skulpturen, Haaren, Borsten, Schuppen usw. Durch eigenartige Struktur und Pigmenteinlagerung erscheint die Oberfläche meist mehr oder weniger stark farbig.

Muskulatur in allen Fällen reich entwickelt, in die Gliedmaßen eindringend. Rückengefäß (Herz) mit dem Pericardialraum durch Ostien (Spaltöffnungen) in Verbindung; verschieden lang. In den meisten Fällen sind Tracheen (Luftröhren) vorhanden, die normal durch 10 Stigmenpaare nach außen münden (Reduktionen häufig, vollkommenes Fehlen selten). Gehirn oder oberes Schlundganglion den 3 ersten Kopfsegmenten entsprechend und deren Organe versorgend, durch die Kommissuren mit dem unteren Schlundganglion verbunden, welches die Kopfsegmente 4—6 innerviert. Daran schließt sich eine verschieden lange ventrale Ganglienkette. Hoden und Ovarien nach Individuen getrennt, paarig. Vasa deferentia bzw. Ovidukte und Anhangdrüsen usw. sehr verschieden. Ausführung der Geschlechtsprodukte und äußere Genitalanhänge (meist modifizierte Gliedmaßen) im Bereich des 8. (♀) und 9. (♀, ♂) Segmentes, ventral, selten weiter nach hinten verlagert. Darm fast immer vorhanden, in Vorder-, Mittel- und Enddarm gegliedert. An der Grenze der beiden letzten mit Malpighischen Gefäßen (Harnschläuchen), die selten reduziert sind. Meist 3 Paare von Speicheldrüsen in der Kopfregion ausmündend.

Von Sinnesorganen sind die auf den Typus des Napfauges zurückzuführenden Augen meist entwickelt. Sinneskegel an den Fühlern vermitteln den Geruchssinn, ähnliche in der Mundgegend den Geschmack. Gehörorgane, statische Organe, Chordotonalorgane verbreitet, an sehr verschiedenen Stellen auftretend, ebenso die vielerlei mit Borsten in Verbindung stehenden Tastorgane.

Fortpflanzung normal durch befruchtete Eier. Viviparie, Parthenogenese und selbst Paidogenese kommen vor, ebenso Heterogonie, aber sehr selten eine Metagenese in Form von Polyembryonie.

Entwicklung nur selten ganz ohne Metamorphose. In der Regel Jugendformen von den erwachsenen mehr oder weniger verschieden. Die sog. vollkommene Metamorphose (Holometabolie) mit ruhenden Puppenstadien und weitgehender Histolyse sehr verbreitet.

Geographische Verbreitung weltweit. Lebensweise von unglaublicher Mannigfaltigkeit. Die existierenden Arten zählen nach Millionen; beschrieben ist davon etwa $^1/_2$ Million.

(Man vergl. die Beschreibung des Protentomon S. 318 u. f.)

In 90 von 100 Fällen wird man über die Insektennatur eines Tieres nicht im Zweifel sein, wenn man sich vor Augen hält, daß die Insekten gegliederte Tiere mit Kopf, 6 gegliederten Thoraxbeinen, Hinterleib und meist 4 Flügeln sind. In den Fällen, wo diese kurze Diagnose nicht genügt, mag man sich folgendes vor Augen halten:

Bei Formen, deren Flügel, Gliedmaßen und event. auch Kopf stark reduziert sind und die infolgedessen ein wurmartiges Aussehen haben, achte man auf die den Würmern fehlenden Tracheen und Stigmen, auf die relativ geringe Zahl der sichtbaren Segmente (nie mehr als 13 hinter dem Kopfe) und auf die quergestreifte Muskulatur.

Bei Formen, die mehr als 6 Beine haben und event. mit Crustaceen oder Myriopoden verwechselt werden könnten, achte man auf die Heteronomie der Gliedmaßen von Thorax und Abdomen, denn die Beine der Hinterleibssegmente sind bei Insekten stets stark modifiziert und als „Tracheenkiemen" bzw. als ungegliederte Stummelbeine (Raupen) von den echten Beinen des Thorax leicht zu scheiden. Auch sind bei solchen Larven nie mehr als 3 Kieferpaare und nie mehr als 1 Fühlerpaar entwickelt. Bei Formen, welche eine habituelle Ähnlichkeit mit Spinnentieren zeigen, entscheidet sofort die Anwesenheit normaler Fühler und die Trennung des Kopfes vom Rumpf.

Literatur.

Die wichtigsten allgemein systematischen Werke sind im Kapitel „Geschichte", „Palaeontologie" und „Phylogenie" dieses Bandes bereits zitiert. Hier werden nur einige neuere Handbücher und Nachschlagewerke erwähnt, die jeder Entomologe kennen soll. (Ich verweise auch auf die Abschnitte über Geographie, Ökologie usw.)

Blanford, W. F., Fauna of British India. Lond. 8°. (Mehrere Mitarbeiter.)

Brauer, Aug., Süßwasserfauna Deutschlands. Jena 1909—10. (Mitarbeiter: Grüneberg, Reitter, Ulmer, Heymons, Kuhlgatz, Klapalek, Ris.)

Brohmer, P., Fauna von Deutschland 1914, n. Aufl. 1920. (Mehrere Mitarbeiter.)

Collections zoologiques du Baron de Selys-Longchamps. Zahlreiche Monographien von verschiedenen Autoren. Brüssel. 4°. Wird fortgesetzt.

Comstock, J. H., Insect life. N. J. 1897.

— et A B., A manual for the study of Insects. Ithaca 1895.

Danmarks Fauna. Herausgeg. v. d. Dansk. naturh. Foren. (Mitarbeiter: Jungersen, Nielsen, Rye, Klöcker, Winge, E. Petersen, Stephensen, Steenberg, Otterström, Jensen-Haarup.)

Darboux, G., et Houard, C., Catalogue systém. des Zoocecides de l'Europe. Paris 1901.

Escherich, K., Die Forstinsekten Mitteleuropas. Berlin. I. 1914.

Fabre, J. H., Souvenirs entomologiques. Paris. I. 1879—X. 1907.

Folsom, J. W., Entomol. with special refer. to its biol. and econ. aspects. Philad. 1906.

Froggatt, W. W., Australian Insects. Sydney 1907.
Godman, F. D., and Salvin, Biologia Centrali-Americana. London. 4⁰. (Sehr viele Mitarbeiter.)
Göldi, E. A., Die sanitarisch-patholog. Bedeutung der Insekten. Berlin 1913.
Graber, V., Die Insekten. München 1877.
Grandidier, Alfr., Hist. phys. nat. de Madagascar. (Mehrere Mitarbeiter.)
Hamann, O., Europäische Höhlenfauna. Jena 1896.
Henneguy, L. F., Les Insectes. Paris 1904.
Heymons, R., Insekten in: „Brehms Tierleben". N. Aufl. 1915.
Houard, C., Les Zoocecides des plantes d'Europe. Paris, I. 1908. II. 1909.
Hutton, F. W., Index Faunae Novae Zealandiae. Lond. 1904.
Judeich, J. F., u. Nitsche, H., Lehrbuch der mitteleurop. Forstinsektenkunde. Wien, I. II. 1895.
Karny, H., Tabellen zur Bestimmung einheimischer Insekten. I—III. Wien 1913 bis 1920.
Konigsberger, J. C., Java, zoologisch en biologisch. Buitenzory 1912—14.
Küster, Ernst, Die Gallen der Pflanzen. Leipzig 1911.
Lamèere, Aug., Manuel de la faune de Belgique. Brüssel 1907.
Miall, L. C., The natural history of aquatic Insects. Lond. 1895.
Oudemans, J. Th., De Nederlandsche Insekten. Haag 1900.
Perkins, R. C. L., Fauna Hawaiiensis. Lond. (Viele Mitarbeiter.)
Römer, Fr., u. Schaudinn, Fr., Fauna arctica. Jena, I—V. 1900—1910. (Mehrere Mitarbeiter.)
Roß, H., Die Pflanzengallen Mittel- und Nordeuropas. Jena 1911.
Schmidt-Schwedt, E., Kerfe des süßen Wassers in: Zacharias, Tiere u. Pflanzen des Süßwassers. Leipz., II. 1891.
Sharp, Dav., Insects in: The Cambridge Natural History. Lond. 2 Vol. 1895, 1899.
Silvestri, F., et Grandi, G., Dispense di entomol. agraria. Portici 1911.
Tullgren, A. et Wahlgren, E., Svenska Insekter. Stockh. 1920—22.
Wasmann, E., Krit. Verz. der myrmecophilen u. termitophilen Arthrop. Berlin 1894.
Wytsman, M. P., Genera Insectorum. Brüssel. 4⁰. (Viele Mitarbeiter.)

Bestimmungstabelle der Ordnungen.

NB! Einzelne total aberrante bzw. reduzierte Formen konnten in dieser Tabelle naturgemäß nicht berücksichtigt werden. Larven und Puppen dagegen sind weitgehend einbezogen, nicht aber Eier, Embryonen, in Tonnenpuppen eingeschlossene Nymphen, Cocons u. dgl.

1. Vier oder wenigstens zwei Flügel ausgebildet und meist funktionsfähig. Sind die Flügel ausnahmsweise stärker reduziert, so bleiben sie immerhin als solche leicht kenntlich und sind gelenkig inseriert. Kopf immer gut begrenzt, mit mehrgliedrigen Antennen. Thorax immer als Komplex vom Hinterleibe geschieden, immer mit gut ausgebildeten Beinen . . . . 2.
   Beide Flügelpaare fehlen oder sind nur in kleinen Resten vorhanden, oder sie bilden (bei Jugendstadien) in Hautsäcken steckend, funktionslose, kaum bewegliche Lappen. Beine vorhanden oder mehr oder weniger reduziert. . . . . 38.
2. Hinterflügel in kleine Schwingkölbchen umgewandelt, selten ganz fehlend. Vorderflügel zarthäutig, meist ohne Schuppenkleid. Geäder nie sehr reich und netzartig, ohne oder nur mit wenigen Queradern. Mundteile als Stech- oder Schröpfrüssel ausgebildet oder ganz rückgebildet. Mandibeln nie zangenförmig, fehlend oder zu Stechborsten umgewandelt. Keine deutlichen Cerci. 3.
   — nie zu Schwingkölbchen umgewandelt; wenn sehr klein oder ganz reduziert, dann die Vorderflügel anders oder die Mandibeln zangenförmig oder lange Cerci vorhanden. . . . . . 4.

3. Alle drei Kieferpaare zu einem Stech- oder Saugapparate umgewandelt, selten stark reduziert. In diesem Falle die Fühler heteronom gegliedert mit Endborste auf dem 3. Gliede. Hinterende nie mit langen Wachsfäden. Tarsen mehrgliedrig. **Diptera.**
Mundteile ganz verkümmert. Fühler homonom-vielgliedrig. Hinterende meistens mit Wachsfäden. Tarsen eingliedrig.
Homoptera (♂ der **Coccides**).
4. Mundteile einen gegliederten Saugschnabel bildend, der aus den zu einer Rinne verwachsenen Tastern des 3. Kieferpaares besteht und die borstenförmigen tasterlosen Oberkiefer und 1. Maxillen einschließt . . . . **Hemiptera 5.**
— immer ganz anders gebaut, nie zu einem solchen gegliederten Saugschnabel umgestaltet. . . . . **10.**
5. Vorderflügel meistens ganz flach über dem Hinterleibe gefaltet und übereinandergreifend, in der Regel mit derbem Basalteil (Corium) und zarterer Endmembran. Hinterflügel häutig, von den vorderen sehr verschieden, meist kleiner und faltbar. Dorsalteil des Mesothorax oft ein großes „Schildchen" bildend. Basis des Rüssels nicht an die Kehle herabgerückt, meist am distalen Ende des Kopfes gelegen oder, wenn ausnahmsweise der Kopf stark geneigt, dann das 3. Beinpaar zum Schwimmen geeignet.
Heteroptera 6.
— und Hinterflügel in der Regel mehr gleichartig, erstere nicht scharf in Corium und Membran geteilt, fast immer dachartig über den Körper zurückgelegt. Rüsseltragendes Ende des Kopfes nach unten gerückt, den Vorderhüften genähert. . . . **Homoptera 7.**
6. Fühler kurz, an den Seiten des Kopfes unterhalb der Augen verborgen. Hinterbeine oft zu Rudern umgewandelt. Kopf manchmal mit dem rüsseltragenden Ende nach unten geneigt.
Hydrocorisae (Cryptocerata).
— stets frei hervorragend. Hinterbeine nie zu Rudern umgewandelt. . . . . **Geocorisae (Gymnocerata).**
7. Fühler mit dickeren Basalgliedern und mehr oder weniger deutlich geliederter Endborste. Hinterbeine meist als Sprungbeine ausgebildet oder die Vorderbeine zu Scharrbeinen umgewandelt, mit verdicktem, bewehrtem Schenkel. Flügel dachartig zurückgelegt, die hinteren sehr oft gefaltet. Tarsen meistens dreigliedrig.
Homoptera (Cicadariae).
— aus einer größeren Anzahl Glieder bestehend, ohne Endborste. Tarsen ein- oder zweigliedrig. Hinterflügel nicht gefaltet. . 8.
8. Beide Flügelpaare ähnlich, mehlig bestäubt, mit einer gegabelten und einer einfachen Ader, im Vorderflügel außerdem noch einer einfachen Analader. . . . . **Homoptera (Aleurodidae).**
Hinterflügel oft wesentlich kleiner. Vorderflügel mit mehreren aus einem gemeinsamen Stiel entspringenden gegabelten Adern. **9.**
9. Hinterbeine zum Springen geeignet. Hinterleib meist deutlich kompreß, ohne Siphonen (Saftröhren) auf der Oberseite. Vorderflügel mit begrenztem Analfeld. *R*, *M* u. *Cu* je eine Gabel bildend, ihre Stämme im Basalteile verschmolzen.
Homoptera (Psyllides).
— nicht als Sprungbeine benutzbar. Körper nicht kompreß. Vorderflügel ohne begrenztes Analfeld, das Geäder anders. Oft mit Saftröhren. . . . . **Homoptera (Aphidides).**

10. Beide Flügelpaare schmal, mehr oder weniger federartig, unbeschuppt. Tarsen aus ein oder zwei sehr kurzen Gliedern und einem Endbläschen bestehend. Mundteile einen aus Ober- und Unterlippe und Maxillen gebildeten asymmetrischen Kegel bildend, hypognath, mit einem Paar und einer unpaaren Stechborste. Kleine Tiere. **Physopoda.**
Nicht beide Flügelpaare federartig; wenn stark verschmälert, dann die Tarsen normal und die Mundorgane ganz anders. **11.**

11. Hinterflügel groß, fächerartig. Vorderflügel zu kleinen, seitlich abstehenden Schleifen reduziert. Mundorgane verkümmert. Kleine Tierchen mit mächtig entwickeltem Metathorax und sehr kleinem Prothorax. Fühler aus einer geringen Zahl heteronomer Glieder bestehend. . . . . **Strepsiptera** ♂.
Ganz anders organisiert. . . . . **12.**

12. Flügel fast immer mehr oder weniger dicht und auffallend lang behaart oder beschuppt; beide Paare von gleicher Struktur, häutig, mit nicht sehr reich verzweigten Längs- und wenigen oder keinen Queradern. Mandibeln nur selten deutlich erhalten, nie zu Stechborsten umgewandelt. Fühler lang, vielgliedrig. Cerci nie groß, meist fehlend. . . . . **13.**
— meist weder auffallend dicht und lang behaart noch beschuppt, manchmal fein bestäubt, sehr oft von ungleicher Struktur. In zweifelhaften Fällen anderweitig hinlänglich verschieden. . **14.**

13. Flügel lang und reichlich behaart. 1. und 2. Maxille gut entwickelt, mit Tastern; Kauladen nie zu einem Rollrüssel verlängert. Beine schlank, mit auffallenden Sporen. Fühler lang, fadenförmig. . . . . **Trichoptera.**
— deutlich beschuppt (nicht nur einfach bestäubt; cf. Neuroptera: Coniopterygidae), selten teilweise kahl. Außenladen der 1. Maxille meistens verlängert, zusammen einen Rollrüssel bildend. **Lepidoptera.**

14. Cerci zangenartig. Flügel sehr heteronom, die vorderen zu kurzen Decken reduziert, hinter denen die doppelt faltbaren Hinterflügel, die fast nur aus dem großen Analfächer bestehen, verborgen liegen. Die 3 Beinpaare homonom, gedrungen, mit dreigliedrigen Tarsen. . . . . **Dermaptera.**
— nicht zangenartig oder die Beine und Flügel ganz anders. **15.**

15. Beide Flügelpaare von gleicher zarthäutiger Struktur; die hinteren viel kleiner und manchmal ganz reduziert, nicht faltbar. Zwischen den Hauptadern in der Regel sog., aus Queradern entspringende oder ganz außer Zusammenhang stehende Schaltadern. Cerci lang und dünn, vielgliedrig. In der Regel auch ein unpaarer gegliederter Anhang des 11. Segmentes (Terminalfilum) vorhanden. Fühler klein, pfriemen- oder borstenförmig, mit dickeren Basalgliedern. Mundorgane rudimentär. . . . . **Ephemerida.**
Entweder die Flügel von ungleicher Struktur oder die Cerci nicht so lang und kein Terminalfilum entwickelt, oder die Fühler lang und vielgliedrig, oder die Mundorgane gut ausgebildet. . . **16.**

16. Mindestens die Vorderflügel, in der Regel auch die Hinterflügel nahe der Basis von einer Falte durchquert, längs der sie leicht abbrechen. Analfeld der Vorderflügel, meist auch der Hinterflügel, sehr klein und proximal der erwähnten Abwurfvorrichtung. Beide Flügelpaare von gleicher Struktur, meist auch von gleicher Größe

und Form. Cerci kurz, aber mehrgliedrig. Beine homonom. Fühler vielgliedrig, fadenförmig. Hüften groß, genähert. Tergite der Thoraxsegmente von normaler Größe. . . . **Isoptera.**
Flügel ohne solche Abwurfvorrichtung. . . . . **17.**

17. Insertionsstellen der Flügel infolge der auffallenden Verschmälerung der Tergite auf den Thoraxrücken verlagert und einander genähert. Flügelpaare gleichartig mit dicht netzartigem Geäder, deutlichem Flügelmal und sog. „Nodus" am Vorderrande. Hinterflügel nie faltbar. Fühler kurz, borstenförmig. Cerci nie aus vielen Gliedern bestehend, kurz, blatt- oder zangenartig. **Odonata.**
— — — normal an den Seiten des Thorax liegend, die Tergite der Thoraxsegmente von normalen Dimensionen. . . . . . **18.**

18. Vorder- und Hinterflügel von gleicher Struktur, häutig. . . **19.**
— — — von ungleicher Struktur, die vorderen derber chitinisiert. Wenn dieser Unterschied nicht sehr deutlich ist, dann haben die Hinterflügel einen sehr großen Analfächer oder es sind die Vorderbeine zu Raubbeinen oder die Hinterbeine zu Sprungbeinen umgewandelt. **30.**

19. Basalglied der Vordertarsen stark erweitert, als Spinnorgan dienend. Beide Flügelpaare fast ganz gleich, mit reduziertem Geäder, welches nur wenige Längs- und Queradern erkennen läßt. Cerci kurz, zweigliedrig und meist asymmetrisch. Thoraxsegmente nicht fest verwachsen, das 2. und 3. fast gleich, das 1. etwas kleiner. Tarsen dreigliedrig. . . . . **Embiodea.**
— — — ohne Spinnorgan, nicht oder in ganz anderer Weise erweitert. Auch sonst verschieden. . . . . **20.**

20. Hinterflügel meist mit vergrößertem Analfeld und faltbar. Fühler lang, mit sehr vielen homonomen Gliedern. Cerci immer vorhanden, meist lang und vielgliedrig, seltener stark reduziert. Thoraxsegmente etwas depreß, homonom und nicht fest miteinander verwachsen. Beine gleichartig, mäßig lang, mit nur 3 Tarsengliedern. Mundteile kauend, besonders die Mandibeln nicht sehr stark entwickelt. . . . . **Perlariae.**
— mit nicht vergrößertem Analfeld oder es sind Cerci, Thoraxsegmente und Beine ganz anders. . . . . **21.**

21. Thorax stark konzentriert, der Rückenteil des Prothorax fest mit dem Mesothorax verwachsen, das 1. Segment des Hinterleibes als sog. „Mittelsegment" fest mit dem Metathorax verbunden; die Grenze zwischen Thorax und Mittelsegment und Abdomen meist durch starke Einschnürung gekennzeichnet (Wespentaille). Vorder- und Hinterflügel mit verschiedenem Geäder, letztere meist kleiner und durch Haftapparate am Hinterrande der ersteren befestigt. Geäder aus einer geringen Zahl sog. „Zellen" bestehend, nicht netzartig und oft auf wenige Adern reduziert. ♀ meist mit Legebohrer oder Giftstachel. Vorwiegend 5 Tarsenglieder. **Hymenoptera.**
Prothorax und Hinterleib immer vom Mesothorax bzw. Metathorax durch zarte Hautgelenke getrennt und daher beweglich. Zwischen Segment 1 und 2 des Hinterleibes keine Einschnürung. Nie ein Giftstachel ausgebildet. . . . . **22.**

22. Hinterflügel viel kleiner als die Vorderflügel, nie gefaltet; Geäder aus wenigen schwach verzweigten Längsadern bestehend, ohne oder mit nur wenigen Queradern. 2—3 Tarsenglieder. . . **23.**

— nur selten wesentlich kleiner als die Vorderflügel. Geäder meist reich entwickelt, mit mehreren oder vielen Queradern, nur selten auf wenige Adern reduziert, dann aber die Mundorgane anders und die Tarsen fünfgliedrig. . . . . 24.

23. Prothorax etwas größer als die beiden anderen Thoraxsegmente. Kiefer mit normalen Kauladen und Tastern. Fühler mit etwa 9 gleichartigen Gliedern, perlschnurartig. Geäder der Hauptsache nach eine große Gabel bildend. . . . . . . **Zoraptera.**
— meist viel kleiner als der Mesothorax. 1. Maxille mit meißelartiger Lade. Fühler dünn und vielgliedrig, mehr borstenförmig. Geäder meist viel reicher verzweigt. . . . . . . **Corrodentia.**

24. Kopf in horizontaler Stellung mit verlängertem Hinterkopf sehr beweglich an einem langen halsartigen Prothorax sitzend. Mundteile gut entwickelt, kauend, prognath. Hinterflügel den Vorderflügeln sehr ähnlich, kaum kleiner. Geäder netzartig, mit deutlichem Flügelmal. ♀ mit unpaarem Schwanzanhang, ♂ ohne große Anhänge des Hinterleibes. Fühler lang, homonom vielgliedrig, fadenförmig. 4 Tarsenglieder. Vorderbeine normal. **Raphidides.**
Hinterkopf und Prothorax in der Regel nicht derart verlängert und halsartig; die Kiefer meist nach unten gerichtet. Oder die Hinterflügel mit vergrößertem Analteile, oder die Vorderbeine als Raubbeine entwickelt oder die Fühler und Tarsen anders oder die Anhänge des Hinterleibes verschieden. . . . . 25.

25. Hinterflügel zu schmalen langen Bändern umgewandelt, Vorderflügel normal. Kopf vertikal gestellt, gegen die Mundteile verlängert. . . . . **Neuroptera (Nemopteridae).**
— nicht bandartig ausgebildet. . . . . 26.

26. Kopf deutlich schnabel- oder rüsselartig verlängert. Am Ende des Schnabels sitzen die relativ kleinen Mandibeln. Cerci kurz, einander genähert und deutlich gegliedert. Prothorax kurz. Hüften stark verlängert, scheinbar der Länge nach geteilt. Flügel fast gleich, ohne typische schmale „Gabelzinken" am Ende der Längsadern. . . . . **Panorpatae.**
— nicht rüsselartig verlängert. Cerci nur selten deutlich und gegliedert, meist fehlend oder sehr unscheinbar. Hüften meist normal. . . . . 27.

27. Sehr kleine Tiere mit auf wenige Adern reduziertem Geäder und durch feine Bestäubung milchig getrübten Flügeln. Hinterflügel kleiner als die Vorderflügel. . . . . **Neuroptera (Coniopterygidae).**
Größere Tiere mit reich entwickeltem Geäder. Hinterflügel fast so groß oder sogar größer als die Vorderflügel, selten reduziert. . . . . 28.

28. Längsadern gegen den Flügelrand zu in zahlreiche schmale Gabeln (Gabelzinken) gespalten. Analfeld der Hinterflügel nie vergrößert und nie gefaltet. Zahlreiche Queradern, oft in regelmäßiger stufenartiger Ordnung. Keine Cerci. . . . . **Neuroptera.**
Keine typischen Gabelzinken oder das Analfeld der Hinterflügel vergrößert. Queradern meist nicht so regelmäßig. Manchmal kurze genäherte Cerci. . . . . 29.

29. Hüften normal, kurz, weit getrennt. Hinterflügel meist mit vergrößertem Analteil . . . . **Megaloptera.**
— verlängert, genähert. Hinterflügel den Vorderflügeln fast gleich. . . . . **Panorpatae.**

30. Vorderbeine typisch als Fangbeine ausgebildet, mit verlängerten Hüften, verdickten, unten bezahnten Schenkeln und einschlagbaren Schienen. Kopf vertikal, nicht vom Thorax überdeckt. Hüften groß, genähert. Hinterflügel, wenn normal entwickelt, groß und fächerartig. Fühler vielgliedrig. 5 Tarsenglieder und verlängerte vielgliedrige Cerci. (Vgl. auch Neuroptera: Mantispidae). . . . . **Mantodea.**
— nicht als Fangbeine ausgebildet. . . . . **31.**

31. Vorderflügel zu echten Flügeldecken umgewandelt, so derb chitinisiert, daß kein Geäder mehr zu erkennen ist, in einer geraden Linie aneinanderstoßend und fast nie übereinandergreifend; meist mit eigenartiger Skulptur. Hinterflügel, wenn vorhanden, meist faltbar, mit eigenartigem, aus wenigen Adern bestehendem Geäder, aber nie mit mächtigem Analfächer. Cerci nie äußerlich sichtbar. Fühler nur ausnahmsweise mit mehr als 12 Gliedern. **Coleoptera.**
— nur selten so stark chitinisiert, daß das Geäder verschwindet. Dann stoßen sie aber nicht einfach in einer geraden Linie aneinander, sondern übereinander greifen, oder es sind gut entwickelte freie Cerci vorhanden und die Fühler sehr vielgliedrig. . . **32.**

32. Pronotum mehr oder weniger flach, scheibenartig vergrößert, fast immer den nach unten geneigten Kopf überdeckend. Cerci gut entwickelt und frei, meist deutlich gegliedert. ♀ ohne vorragende Legescheiden. Beine homonom, mit 5 Fußgliedern und sehr großen genäherten Hüften, die den größten Teil der Sternite verdrängen. . . . . **Blattariae.**
— nicht scheibenartig, nicht den Kopf überdeckend; wenn vergrößert, dann die Hüften ganz anders und auch sonst verschieden **33.**

33. Vorderbeine zu Grabschaufeln umgewandelt (maulwurfähnlich). Prothorax groß, gewölbt. ♀ ohne vorragende Legescheiden. ♂ mit Zirporgan an den Vorderflügeln. Cerci lang. **Locustoidea (Gryllotalpidae).**
— nicht maulwurfähnlich. ♀ oft mit vorragender Legescheide. **34.**

34. Fünf Tarsenglieder (bei Regeneraten manchmal nur 4). Hinterbeine meist den Mittelbeinen ähnlich; wenn ausnahmsweise verdickt, dann doch nicht zum Springen dienend. Mesothorax fast immer größer als der Prothorax oder das ganze Tier von blattartigem Aussehen. Cerci und Legescheiden kurz. **Phasmida.**
Vier oder weniger Tarsenglieder. Hinterbeine fast immer als typische Sprungbeine mit gegen die Basis zu verdickten und im Vergleich zu den Mittelbeinen verlängerten Schenkeln ausgestattet. . . . . **35.**

35. Fühler mit weniger als 30 Gliedern, ziemlich kurz. Tarsen mit 3 Gliedern, die vorderen manchmal nur mit 2. ♀ nie mit lang vorstehenden Legeapparaten. Gehörorgan, wenn vorhanden, an den Seiten der Hinterleibsbasis. ♂ nie mit trommelartigem Zirporgan an den Vorderflügeln, meist mit „Schrilleiste“ an der proximalen Seite der Hinterschenkel, manchmal mit gerillten Zirporganen an den Seiten des Körpers. . . . . . . **Acrydiodea.**
— meist mit weit über 30 Gliedern, selten mit einer geringeren Zahl. Tarsen 4-, 3- oder 2gliedrig. ♀ meist mit deutlich vorragenden Legescheiden. Gehörorgan, wenn vorhanden, an den Vorderschienen; Zirporgan in der Cubito-Analgegend der Vorderflügel. **36.**

36. Vorder- und Mitteltarsen 2-, Hintertarsen 1gliedrig. Fühler mit höchstens 12 Gliedern. Kein Zirporgan. Vorderflügel verkürzt, deckenartig. Cerci 2gliedrig. 9. Segment mit großen Stylis. ♀ Legescheide nur aus 2 Paaren kurzer Gonapophysen gebildet. **Locustoidea (Tridactylidae).**

Tarsen 3- oder 4gliedrig. Zirporgan an den Vorderflügeln des ♂ meistens ausgebildet. Fühler lang, sehr vielgliedrig. . . **37.**

37. Tarsen 4gliedrig (sehr selten 2 Glieder verschmolzen). ♀ Legescheide aus 3 getrennten Paaren von Anhängen bestehend. **Locustoidea (Locustariae).**

— 3gliedrig. ♀ Legescheide aus nur 2 getrennten Paaren von Anhängen bestehend. . . . . **Locustoidea (Gryllodea).**

38. Gegliederte Thorakalbeine mehr oder weniger gut entwickelt, aber immer deutlich als solche kenntlich. . . . . **39.**

— — fehlend. . . . . **118.**

39. Gliedmaßen des Kopfes und des Thorax funktionsfähig, frei beweglich und in normaler Lage. . . . . **40.**

— — — — — — event. auch Flügelanlagen in Säcken der Haut steckend, nicht oder wenig beweglich und höchstens in sehr geringem Maße funktionsfähig, „Puppen". . . . . . **102.**

40. Hinterleib mit höchstens 5 oder 6, manchmal nicht einmal deutlich geschiedenen Segmenten. Fühler und Beine gut entwickelt. Mundteile klein, in eine Grube des Kopfes versenkt. Nie normale Facettenaugen, nie Flügel. Abdomen meist mit modifizierten Gliedmaßen auf einzelnen Segmenten (Springgabel usw.). Tarsen 1gliedrig. Körper oft beschuppt . . . . . . **Collembola.**

— mit wenigstens 8 deutlichen Segmenten. . . . . **41.**

41. Mundteile zu einem gegliederten Saugschnabel umgewandelt, der aus den verwachsenen Tastern des 3. Kieferpaares besteht und die borstenförmigen Oberkiefer und 1. Maxillen einschließt, deren Taster fehlen. Keine Cerci. . . . . **42.**

— stets ganz anders gebaut oder auch reduziert. . . . . **49.**

42. Der Rüssel entspringt am distalen Ende des Kopfes. **Heteroptera. 43.**

— — entspringt nicht am distalen Ende des Kopfes, sondern unten oder an der Basis. . . . . **44.**

43. Fühler verborgen und kurz, unter den Augen liegend. Wasserbewohner; oft mit Ruderbeinen. . . **Heteroptera (Hydrocorisae).**

— immer frei, mehr oder weniger lang. **Heteroptera (Geocorisae).**

44. Schnabel kurz, nach unten gekehrt, aber nicht an die Vorderbeine herabgerückt. Fühler verborgen. Ruderbeine. **Heteropterae (Hydrocorisae).**

— meist lang, ganz an der Basis des Kopfes entspringend. Fühler frei, meist gut entwickelt. Landtiere mit Lauf- oder Sprungbeinen. **Homoptera. 45.**

45. Kopf gut abgegrenzt. Vorderbeine eigenartig, mit verdicktem, unten Zähne tragendem Schenkel (Scharrbeine). Hinterbeine nicht zum Springen geeignet. Fühler mit Grundgliedern und borstenförmigem Ende. In der Jugend subterrane Tiere mit ziemlich langen Beinen. . . . . . . **Homoptera (Cicadariae, Cicadidae).**

— entweder nicht scharf abgegrenzt oder die Vorderbeine einfach und die Fühler anders oder die Hinterbeine zum Springen eingerichtet. . . . . **46.**

46. Hinterbeine mit verlängerten Schienen, meist gut zum Springen

geeignet. Fühler mit Endborste. Kopf gut geschieden. 3 Fußglieder. . . . . **Homoptera (Cicadariae).**
Keine Sprungbeine. Fühler ohne Endborste. 1—2 Tarsenglieder. 47.

47. 1 Tarsenglied. . . . . . . **Homoptera (Coccides et Aleurodidae).**
2 Tarsenglieder. . . . . 48.

48. Flachgedrückte Tierchen mit Flügelanlagen und aus kurzen homonomen Gliedern bestehenden Fühlern. Kopf gut geschieden. Niemals Siphonen am Hinterleib. . . . **Homoptera (Psyllides).**
Entweder Siphonen am Hinterleib oder der Kopf nicht gut abgegrenzt, oder die Fühler nicht mit kurzen homonomen Gliedern. **Homoptera (Aphidides).**

49. Hinterende mit langen vielgliedrigen Cerci und fast immer mit gegliedertem unpaaren Terminalfilum des 11. Segmentes. Augen meist sehr gut entwickelt. Fühler vielgliedrig, meist ziemlich lang. Mehrere Hinterleibsringe mit Kiemen oder Coxalorganen 50.
— ohne lange vielgliedrige Cerci oder, wenn solche vorhanden, ohne Terminalfilum und ohne Kiemenextremitäten. . . . 51.

50. Eine Anzahl Abdominalsegmente mit typischen, nach der Seite gerichteten oder nach oben geschlagenen, verschieden gestalteten Kiemenanhängen. In der Regel deutliche Flügelscheiden. Wasserbewohner. Larven: . . . . **Ephemerida**[1]).
— — — mit Coxalorganen an der Unterseite (Hüftgriffel und oft auch ausstülpbare Bläschen). Tarsen 3gliedrig. Keine Spur von Flügelscheiden. Meist beschuppte Landtiere. **Thysanura.**

51. Wenigstens die ersten Abdominalsegmente unten mit Coxalorganen. Keine Spur von Flügeln. Mundteile nie normal, sondern entotroph, d. h. verkleinert und in den Kopf eingesenkt. Blinde Landtiere 52.
Abdominalsegmente stets ohne Coxalorgane. Anlagen oder Rudimente von Flügeln oft vorhanden. . . . . 56.

52. Cerci lang und vielgliedrig, ebenso die Fühler. Blasse, kleine, verborgen lebende Tiere. . . . . . **Entotrophi (Campodeidae).**
— nie sehr lang und vielgliedrig . . . . 53.

53. Fühler auf ein kleines Wärzchen reduziert. Sehr kleine Tierchen ohne Cerci. . . . . **Protura.**
— lang, vielgliedrig. Cerci vorhanden. . . . . 54.

54. Cerci zu ungegliederten Zangen umgewandelt. **Entotrophi (Japygidae).**
— nicht zangenförmig, mehrgliedrig. Sehr kleine Tierchen. 55.

55. Cerci zapfenförmig; mit dem Ausführungsgang einer Drüse versehen. . . . . **Entotrophi (Projapygidae).**
— einfach, ohne Drüse. Larven . . ? **Entotrophi (Japygidae).**

56. Vorderbeine als Fangbeine ausgebildet, ihre Hüften verlängert, die Schenkel verdickt und unten mit Zahnreihen. Mittel- und Hinterbeine normal. Mundteile kauend, nach unten gerichtet. Fühler lang, 4gliedrig, ebenso die Cerci. Tarsen 5gliedrig. **Mantodea.**
Vorderbeine nicht als Fangbeine ausgebildet. Auch sonst verschieden. . . . . 57.

57. Zweite Maxillen als einheitliche, vorschnellbare, zangenartige „Fangmaske" ausgebildet. Cerci entweder zapfen- oder blattartig, meist ungegliedert. Beine lang, Flügelscheiden nur in den ersten Stadien fehlend. Wasserbewohner. Larven. **Odonata.**

---

[1]) Cf. auch Coleoptera, z. B. Pelobius!

Zwei Maxillen normal, nicht als vorschnellbarer Fangapparat entwickelt . . . . 58.

58. Vorderbeine schaufelartige Grabwerkzeuge, maulwurfähnlich. **59.**
— nicht maulwurfähnlich. **60.**

59. Tarsen 3gliedrig. Cerci lang. Fühler vielgliedrig. **Locustoidea (Gryllotalpidae).**
— 1–2gliedrig. Cerci kurz, ungegliedert. Fühler mit höchstens 12 Gliedern. . . . . **Locustoidea (Cylindrachetidae).**

60. 1. Glied der Vordertarsen stark erweitert, als Spinnorgan dienend. Tarsen 3gliedrig. 2. und 3. Thoraxsegment nicht fest verbunden, gleich groß. Cerci 2gliedrig. . . . . **Embiodea.**
— — — — nicht derart modifiziert. . . . . **61.**

61. Hinterbeine fast ausnahmslos mit gegen die Basis zu verbreiterten und verdickten Schenkeln, d. h. mit mehr oder weniger gut entwickelten Sprungbeinen. Fühler vielgliedrig. Tarsen mit 2—4 Gliedern.. **Saltatoria. 62.**
— nicht zum Springen eingerichtet oder die Organisation sonst ganz verschieden. . . . . **65.**

62. Fühler lang, gegen das Ende dünner werdend, mit mehr als 30 gleichartigen kurzen Gliedern. . . . . **63.**
— mit weniger als 25 Gliedern, viel kürzer. . . . . **64.**

63. Tarsen 4gliedrig. Cerci meist nicht sehr lang. ♀ mit verlängerter, aus drei Paaren von Anhängen bestehender, mehr kompresser Legescheide. . . . . **Locustoidea (Locustariae).**
— 3gliedrig. Cerci fast immer lang. Legescheide des ♀ aus 2 Paaren von Anhängen bestehend, mehr rund im Querschnitt. **Locustoidea (Gryllodea).**

64. Tarsen 3gliedrig (die vorderen und mittleren selten nur 2gliedrig). Cerci kurz und dick. Legescheide des ♀ nicht vorragend. Fühler meist mit mehr als 10 Gliedern. . . . . **Acrydiodea.**
— 1–2gliedrig. Cerci schlank, mit 2 Gliedern. Fühler mit kaum mehr als 10 Gliedern. ♀ mit etwas vorragendem Legeapparat oder ohne solchen. . . . . . . **Locustoidea (Tridactylidae).**

65. Kopf schnabelartig nach unten verlängert, am Ende mit kleinen Mandibeln. Tarsen 5gliedrig. Hüften lang, genähert. Prothorax ziemlich klein. Kurze genäherte Cerci. . **Panorpatae.**
— nicht schnabelartig. Auch sonst verschieden. . . . . **66.**

66. Cerci nicht gegliedert, meist auffallend zangenartig. Tarsen 3gliedrig. Fühler ziemlich lang, vielgliedrig. Kopf frei, prognath. Beine homonom, mäßig lang. . . . . **Dermaptera.**
— nicht zangenartig, oft reduziert. Oder die Beine und Tarsen anders . . . . **67.**

67. Oberkiefer immer als solche kenntlich, zangenartig, gut entwickelt, aber manchmal klein, oder zu vorgestreckten Stiletten ausgebildet und dann als „Saugzangen" funktionierend. . . . **68.**
— nicht zangenartig, ganz verkümmert oder borstenförmig und in einen Rüssel eingeschlossen . . . . **96.**

68. Hinterleib unterseits an mehreren Segmenten mit ungegliederten lokomotorischen Stummelbeinen. Immer ohne Spur von Flügeln. Raupenformen. . . . . **69.**
— — immer ohne Stummelbeine. . . . . **71.**

69. Abdominalbeine mit Hakenapparaten, 5. Körpersegment ohne Beine. Kopf jederseits mit mehreren Einzelaugen. Raupen. **Lepidoptera.**

Abdominalbeine ohne Hakenapparate. 5. Körpersegment mit Beinen. . . . . 70.

70. Kopf jederseits mit mehreren Ocellen. Larven. **Panorpatae.**
— — mit einer Ocelle. Larven. **Hymenoptera (Tenthredinidae).**

71. Cerci deutlich, meist gegliedert. . . . . 72.
— fehlend, stark reduziert oder so stark umgewandelt, daß sie nicht mehr leicht als solche zu erkennen sind. . . . . . 83.

72. Fühler groß, aus etwa 9 Gliedern bestehend, etwas keulenförmig und perlschnurartig. Kopf frei, mit oder ohne Augen. Tarsen 2gliedrig. Hüften mäßig groß, genähert. Prothorax nicht scheibenartig erweitert. . . . . **Zoraptera.**
— anders. Auch sonst verschieden. . . . . 73.

73. Prothorax groß, scheibenförmig, den Kopf meist ganz überdeckend. Kopf stark abwärts geneigt. Hüften groß, genähert, die Sternite fast verdrängend. Tarsen 5gliedrig. Fühler vielgliedrig. **Blattariae.**
— anders. Oder die Hüften weit getrennt, die Tarsen und Fühler anders. . . . . 74.

74. Tarsen 5- oder wenigstens 4gliedrig. . . . . 75.
— mit weniger als 4 Gliedern. . . . . 77.

75. Mesothorax fast immer viel größer als der Prothorax. Hüften mäßig groß, weit getrennt. Beine meist lang oder blattartig erweitert. Stab- oder Blattformen vorwiegend. Augen gut entwickelt. . . . . **Phasmodea.**
— nicht größer als der Prothorax. Hüften vergrößert und genähert. Beine normal. Augen oft reduziert. . . . . . . 76.

76. Mehr oder weniger ameisenähnliche Tiere. Cerci kurz. ♀ ohne Legescheide. . . . . **Isoptera.**
Grillenähnliche Tiere. Cerci lang, vielgliedrig. ♀ mit Legescheide. **Locustoidea (Grylloblattidae).**

77. Körper abgeflacht, mit breitem Thorax, ohne Spur von Flügeln. Prothorax größer als die beiden folgenden Segmente. Kopf eigenartig schaufelförmig, mit sehr breiter Basis und abwärts gewendeten Mundteilen. Blind. Tarsen 3gliedrig. Cerci lang, ungegliedert. Hüften weit getrennt. Fühler mit langem Grundglied und kürzeren Geißelgliedern, ziemlich lang. Vivipare Parasiten auf dem Pelze von Nagern. . . . . **Diploglossata.**
Ganz anders organisiert. . . . . 78.

78. Fühler lang, vielgliedrig. Flügelrudimente oder -anlagen manchmal vorhanden. 79.
— kürzer, aus einer geringen Zahl von Gliedern bestehend. 82.

79. Mit Flügelrudimenten und sehr langen vielgliedrigen Cerci. Tarsen 3gliedrig. Imagines. . . . . **Perlariae.**
— Flügelanlagen (Scheiden) oder ohne Spur von Flugorganen. Larven. . . . . 80.

80. Tarsen 3gliedrig, das Endglied mit 2 Klauen. Meist kleine Landtiere mit langen Cerci. . . . . **Dermaptera.**
— 2- oder 3gliedrig, das Endglied mit ein oder 2 Klauen. Cerci sehr lang. Wasserbewohner . . . . 81.

81. Kiemenanhänge an den Thoraxsegmenten oft vorhanden. 2 Klauen. Flügelscheide meist schon deutlich . . . . **Perlariae.**
— und Flügelscheiden fehlen. 1 Klaue. Sehr junge Larven. **Ephemerida.**

82. Cerci und Fühler deutlich, mehrgliedrig. Beine mit nur einer

Klaue oder ohne solche. Leben in selbstgefertigten Gespinsten an Zweigen. Larven. . . . . **Hymenoptera (Tenthredinidae).**
Cerci und Fühler oft nicht deutlich gegliedert. 1 oder 2 Klauen. Leben anders. Larven. . . . . **Coleoptera.**

83. Hinterleib an mehreren Segmenten mit gelenkigen Extremitätenkiemen oder sonstigen nicht büschelförmigen und nicht dorsal aufsitzenden Kiemen. Larven. . . . . 84.
— ohne solche Organe. Wenn Kiemen vorhanden, dann nicht als Gliedmaßen kenntlich. . . . . 86.

84. Mandibeln durch die eng angeschmiegten 1. Maxillen zu sog. „Saugzangen" umgestaltet. Im Süßwasserschwamm lebende Larven. . . . . **Neuroptera (Sisyridae).**
— nicht in dieser Art als Saugzangen wirkend. . . . . . 85.

85. Entweder die abdominalen Gliedmaßen deutlich gegliedert und am Endsegmente ein langer unpaarer Fortsatz oder nicht deutlich gegliedert und das letzte Paar mit starken Haken an der Basis und das Endsegment ohne Schwanzanhang. Larven. **Megaloptera.**
Die Anhänge nie beinartig gegliedert. Ohne Klammerhaken und ohne unpaaren Schwanzanhang. Larven. . . . . . **Coleoptera.**

86. Thorax stark konzentriert, seine Segmente fest verwachsen. Das 1. Abdominalsegment dem Thorax angegliedert (Mittelsegment) und vom 2. durch eine Einschnürung geschieden. Beine gut ausgebildet, fast immer mit 5 Fußgliedern. Fühler mehrgliedrig. ♀ meist mit Legebohrer oder Stachel. Imagines. **Hymenoptera.**
— weit weniger konzentriert; wenigstens das ganze Pronotum beweglich. 1. Abdominalsegment vom 2. nicht abgeschnürt. 87.

87. Manbibeln groß, durch Vereinigung mit den Maxillen zu „Saugzangen" umgebildet, vorgestreckt. Keine Flügelanlagen. Larven. **Neuroptera**[1]).
— nie in dieser Weise zu Saugzangen umgewandelt. . . . 88.

88. Gedrungen gebaute, mehr oder weniger „lausartig" aussehende Tierchen, meist klein, meist mit hypognathen Mundteilen. Die Maxillen mit meißelartiger vorschnellbarer Lade. Beine gut ausgebildet. 89.
Nicht lausartig, meist schlanker, oft mit prognathen oder großen Mandibeln. . . . . 90.

89. Fühler vielgliedrig, lang. Beine nicht als Klammerorgane, sondern nur zum Laufen zu gebrauchen. Flügelrudimente oder -anlagen oft vorhanden. Maxillen noch mit Taster. . . . . **Corrodentia.**
— kurz, mit geringer Gliederzahl. Beine oft zum Anklammern gebaut. Stets ganz ohne Flugorgane. Stark depreß. Maxillen ohne freiliegende Taster. Mandibeln sehr klein. Auf der Haut von Warmblütern. . . . . **Mallophaga.**

90. Geschlechtsorgane entwickelt, funktionsfähig. Meist Flügelrudimente vorhanden. ♀ Imagines. . . . . **Coleoptera.**
— höchstens in der Anlage vorhanden. Völlig flügellose Larven. **91.**

91. Cercusähnliche Gebilde faden- oder zapfenartig, oft frei beweglich. **92.**
— — fehlend oder höchstens als ganz unbewegliche kurze Ecken am Hinterende erhalten. Manchmal am Hinterende Klammerorgane. . . . . 93.

92. 2 Klauen an den Beinen . . . . **Coleoptera.**
1 oder keine Klaue . . . . **Hymenoptera.**

[1]) Cf. gewisse Coleopterenlarven: Dytiscidae.

93. 2 Klauen. Kopf frei, prognath. Prothorax vergrößert, die folgenden Segmente alle sehr gut begrenzt, mit großer Beweglichkeit, Landtiere. . . . . **Raphidides.**
1 oder keine Klaue. Wenn ausnahmsweise 2 Klauen, dann anderweitig verschieden. 94.

94. Hinterende mit 2 Haken zum Festhalten in dem Köcher, in dem die Tiere leben. Körper zylindrisch, oft mit fadenförmigen Kiemenanhängen am Abdomen. Beine lang. Augen vorhanden. **Trichoptera.**
— nicht mit solchen Haken. . . . . 95.

95. Raupenförmige junge oder endophytophage Larven. Einige **Panorpatae, Lepidoptera, Hymenoptera.**
Von sehr verschiedener Form und Lebensweise. . . **Coleoptera.**

96. Mundteile hypognath, einen asymmetrischen, aus Ober- und Unterlippe gebildeten Kegel darstellend, in dem ein Paar und eine unpaare Stechborste liegen. Taster vorhanden. Fühler homonom mehrgliedrig, frei. Beine mit Endblase am 2. Glied der Tarsen. . . . . **Physopoda.**
— und Beine ganz anders, erstere manchmal ganz reduziert. 97.

97. Mundteile ganz reduziert, äußerlich nicht sichtbar. . . . . 98.
— vorhanden, wenn auch reduziert, doch fast immer von außen sichtbar. . . . . 99.

98. Winzige Larven mit Schwanzfäden aus Chitin. . . **Strepsiptera.**
♂ Imagines mit Wachsfäden. . . . . . **Homoptera (Coccides).**

99. Mundteile prognath; die sehr dünnen borstenartigen Kiefer fast ganz eingezogen, nur ein bewehrter kurzer Rüssel vorragend. Körper depreß mit typischen Klammerfüßen und eingliedrigen Tarsen. Läuse. . . . . **Siphunculata.**
— frei, die Maxillen entweder normal oder einen Saug- oder Stechrüssel bildend oder stark verkümmert. . . . . . . 100.

100. Stark bedornte, kompresse kleine Tierchen mit gut entwickelten dornigen, meist zum Springen dienenden Beinen. Hüften lang, Tarsen 5gliedrig. Fühler kurz, hinter den meist gut entwickelten einfachen Augen liegend. Mundteile einen Stechrüssel bildend, mit abstehenden Tastern. Thoraxsegmente getrennt. Flöhe. . . . . **Suctoria.**
Ganz anders organisiert. . . . . 101.

101. Mandibeln rudimentär, nie als Stechborsten ausgebildet. Wenn ein Rüssel vorhanden, dann nur aus den aneinandergelegten Außenladen der 1. Maxillen bestehend und die Taster frei. Thorax oft mit dichtem Haar- oder Schuppenkleid. Fühler meist vielgliedrig, selten reduziert, nie mit Endborste am 3. Glied. Einige **Lepidoptera** und **Trichoptera.**
— als Stechborsten an der Bildung des Rüssels beteiligt, der auch unpaare Organe enthält. Mundteile manchmal stark reduziert. Fühler mit Endborste am 3. Glied. Schwingkölbchen am 3. Brustring oft erhalten. . . . . **Diptera.**

102. Die Scheiden der Gliedmaßen und, wo vorhanden, auch der Flügel dem Körper fest angekittet. Mumienpuppen. . . . 103.
— — — — — — — — — — nur mehr oder minder eng dem Körper anliegend, aber nicht verkittet. Freigliedrige Puppen. 105.

103. Scheiden der zangenartigen Mandibeln deutlich entwickelt. Einige **Coleoptera.**

Scheiden der zangenartigen Mandibeln nicht zu sehen. . . 104.

104. Nur 2 große Flügelscheiden. . . . . Einige **Diptera.**
4 große Flügelscheiden. . . . . **Lepidoptera.**

105. Anlagen der zangenartigen Mandibeln deutlich. . . . . . 106.
Keine zangenartigen Mandibeln angelegt. . . . . 113.

106. Prothorax breit und größer als der Mesothorax, nicht halsartig. Scheiden der beiden Flügelpaare sehr verschieden. **Coleoptera.**
— nicht größer, oft viel kleiner als der Mesothorax oder halsartig. . . . . 107.

107. Prothorax halsartig. Kopf lang, prognath. Beine gleichartig. **Raphidides.**
— nicht halsartig oder die Vorderbeine besonders entwickelt. 108.

108. Mandibeln eigenartig abstehend. Sehr kleine Landtiere. Einige **Lepidoptera.**
— anders. Meist größere Tiere. . . . . 109.

109. Kopf schnabelartig verlängert. Hüften groß. . . **Panorpatae.**
— nicht schnabelartig verlängert. Auch sonst verschieden. 110.

110. Wasserbewohner, in von den Larven gebauten „Köchern" eingeschlossen, welche erst vor der Verwandlung zur Imago verlassen werden. Fühler sehr lang und vielgliedrig. **Trichoptera.**
Landtiere, nicht in Köchern, sondern in Cocons oder frei. 111.

111. Metathorax viel kleiner als der Mesothorax. Geäder der Flügelanlagen mit wenigen großen Zellen. . . . . . . **Hymenoptera.**
— dem Mesothorax ähnlich. Geäder meist vielzellig. . . 112.

112. Frei, ohne Cocon. Scheiden der Hinterflügel meist deutlich größer als jene der Vorderflügel. Prothorax meist sehr groß. Fühler lang, vielgliedrig. . . . . **Megaloptera.**
In einem Cocon eingeschlossen. Scheiden der Hinterflügel jenen der Vorderflügel gleich oder kleiner. Prothorax von mäßigen Dimensionen. . . . . **Neuroptera.**

113. Unter einer Wachshülle oder einem Schild an Pflanzen festgeheftet. Mundteile ganz rückgebildet. Nur ein Paar Flügelscheiden deutlich. . . . . **Homoptera (Coccides ♂).**
Nicht unter einer Wachshülle oder einem Schild festgeheftet. Auch sonst verschieden. . . . . 114.

114. Sehr kleine Tierchen, unter der erhärteten Larvenhaut auf Pflanzen festsitzend. Saugschnabel angelegt und 4 gleiche Flügelscheiden. . . . . **Homoptera (Aleurodidae).**
Nicht unter der Larvenhaut liegend. Auch sonst verschieden. 115.

115. Nur die Scheiden der Vorderflügel gut entwickelt. . . **Diptera.**
Vier einander ähnliche oder keine Flügelscheiden. . . . . 116.

116. Fußglieder sehr kurz und reduziert. Mundorgane zu einem eigenartigen Kegel umgestaltet. . . . . **Physopoda.**
— und Mundorgane anders. . . . . 117.

117. 4 Flügelscheiden. . . . . Einige **Lepidoptera.**
Keine Flügelscheiden. . . . . **Suctoria.**

118. Chitinhülle derb und steif, unbeweglich, die Segmentierung jedoch nicht ganz verwischt. Tonnenpuppen. . . . . 119.
— weich und beweglich segmentiert. Oder der Körper starr, ohne Segmentierung und an Pflanzen festsitzend. . . . . 121.

119. Zwischen den Segmenten von Hymenopteren, Homopteren oder Orthopteren eingeklemmt, klein, mit eigenartigem flachen „Kopfschild". . . . . **Strepsiptera.**

Von ganz anderer Lebensweise und Bauart . . . . **120.**

120. Meist Spuren von ehemaligen Gliedmaßen und von einem Kopf zu erkennen. Sehr dick und kurz. Stigmen normal. **Coleoptera (Meloidae).**
Ohne Spur von Gliedmaßen. Kopf nicht als solcher kenntlich oder der Körper schlank. Stigmen nur in einem Paare am Hinterende erhalten. . . . . **Diptera.**

121. Schildartige oder kugelige unsegmentierte Gebilde, die an Pflanzen festsitzen und gar nicht insektenartig aussehen. **Homoptera (Coccides ♀).**
Bewegliche weiche und gegliederte Tiere. . . . . **122.**

122. Mit Hilfe eines Saugschnabels an Pflanzen festgesaugt und unter einem Schild verborgen. . . . . . . **Homoptera (Coccides ♀).**
Nicht mit einem Saugschnabel versehen oder die Mundteile sehr reduziert oder fehlend. . . . . **123.**

123. Kopf sehr reduziert: die Kiefer nicht gegeneinander beweglich, sondern als sog. Mundhaken in gleicher Richtung wirkend oder ganz unkenntlich. Meist ein Schlundgerüst durchscheinend (bei Alkoholpräparaten oft schwer zu sehen). Maden. . . **Diptera.**
— als solcher kenntlich, meistens mit zangenartig beweglichen, wenn auch oft sehr kleinen Kiefern. Oder der Kopf zu einem sog. Cephalothorax erweitert und die Mundteile fehlend. **124.**

124. Geschlechtsreife Tiere mit Brutöffnungen zwischen dem Cephalothorax und Abdomen. Im Hinterleibe von Hymenopteren, Orthopteren oder Homopteren schmarotzend. . **Strepsiptera ♀.**
Larven von ganz anderer Bauart. . . . . **125.**

125. Mundteile gänzlich atrophiert, ohne Schlundgerüst. After verschlossen. Im Hinterleibe von Hymenopteren, Homopteren oder Orthopteren schmarotzend. . . . . **Strepsiptera.**
— erhalten (wenn auch eingezogen und bei Alkoholexemplaren schwer sichtbar. . . . . **126.**

126. Nur das letzte Stigmenpaar am letzten oder vorletzten Segmente erhalten oder das Hinterende mit Atemrohr. Oft im Wasser lebend. . . . . **Diptera.**
Auch andere Stigmenpaare erhalten. Ohne Atemrohr. Oder überhaupt keine Stigmen erhalten. Landtiere, Endophagen oder Parasiten. . . . . **127.**

127. Außer am Hinterende nur noch in der vorderen Leibesregion mit einem Stigmenpaare. . . . . **Diptera.**
Mit zahlreichen Stigmenpaaren oder manchmal ganz ohne Stigmen. **128.**

128. Parasitisch in verschiedenen Insekten. . . . . . **Hymenoptera.**
Nicht parasitisch in anderen Insekten. . . . . **129.**

129. In Pflanzengallen. . . . **Hymenoptera** und einige **Coleoptera**[1]).
Von anderer Lebensweise. . . . . **130.**

130. In von den Imagines erbauten Zellen oder Nestern. After verschlossen, öffnet sich erst bei der Verpuppung. **Hymenoptera.**
Nicht in solchen Zellen oder Nestern. After nicht verschlossen. **131.**

131. Im Innern von Pflanzengeweben. **Coleoptera,** einige **Lepidoptera** und **Hymenoptera.**
In Erde, Mulm, Schlamm, Abfall, Pilzen u. dgl. **Diptera. Suctoria.**

---

[1]) Cf. auch Diptera (Cecidomyidae).

Unterklasse: Apterygogenea Brauer (Apterygogenen).

Aptera L. 1758 pp., Pedestria Scop. 1763 pp., Synistata Fabr. 1775 pp., Aucenata Retz. 1783 pp., Gressoria Retz. 1783 pp., *Thysanoura* Latr. 1796, Mandibulata Clairv. 1798 pp., Pododuncra Clairv. 1798 pp., Apterodicera Latr. 1802 pp., Gnathaptères Cuvier 1805 pp., *Séticaudes* Cuvier 1805, Ametabolia Leach 1815 pp., *Thysanura* Leach 1815, Arachnides crustacéennes Lam. 1818 pp., Phthiroidea Billb. 1820 pp., Dictyoptera Burm. 1829 pp., Gymnognatha Burm. 1835 pp., Hemimetabola Burm. 1835 pp., Mandibulata Burm. 1835 pp., Orthoptera Erichs. 1839 pp., *Monomorphes* Lucas 1840, Heterometabola Pack. 1863 pp., *Aptera* Dana 1864, Masticantia Haeckel 1866 pp., Tocoptera Haeckel 1866 pp., Pseudoneuroptera Haeckel 1866 pp., Synaptera Pack. 1883 pp., Schizothoraca Schoch 1884 pp., *Apterygogenea* Brauer 1885, *Apterygota* Lang 1888, *Apterota* Haeckel 1896, *Adelopteros* Navas 1905, Anamerentoma + Apterygota, *Thysanuroidea* Heymons 1915.

Stets vollkommen flügellose, zarthäutige Insekten ohne deutliche Metamorphose, Thorakalbeine immer gut entwickelt. Abdomen entweder mit 10 oder 11 deutlichen Segmenten, von denen mehrere mit Beinrudimenten (Coxalorganen bzw. Stylis), aber nie mit Extremitätenkiemen oder lokomotorischen Stummelbeinen versehen sind und das 11. meist mit Cerci; oder nur mit 6 Segmenten, von denen meistens das 1., 3. und 4. (5.) modifizierte Gliedmaßen tragen, die als Sprungapparate funktionieren und nur selten ganz rückgebildet sind. Mundteile entweder frei mit gut entwickelten 3-, bzw. 5—7gliedrigen Tastern oder mehr oder weniger reduziert und in den Kopf eingesenkt. Fühler meistens gut entwickelt.

Literatur.

Ågren, H., Zur Kenntn. der Apterygotenfauna Süd-Schwedens. Stett. Ent. 1903. 113.

Bartholin, Thom., Forelobig Fortegnelse over danske Apterygoter. Vid. Medd. dansk. n. For. Vol. 67. 155. 1916.

Börner, C., Zur Kenntn. der Apterygotenfauna von Bremen. Abh. Bremen. XVII. 1901.

Dalla-Torre, K. W., Die Gattungen u. Arten der Apterygogenea. Progr. Staatsg. Innsbr. 1895. 23 S.

Grassi, B., I progenitori dei Myriop. e degli Insetti. VI. Il sist. dei Tisanuri. Nat. Sicil. 1890. 64 S.

Jackson, C. F., Key to the fam. and. gen. of the Thysanura. Ohio Nat. VI. 1906.

Lie Pettersen, O. J., Zur Kenntn. der Apterygotenf. des nördl. Norwegen. Tromsö Mus. Aarsh. XXVIII. 1906.

Linnaniemi, W. M. (Axelson), Die Apterygotenfauna Finnlands. Acta Soc. Fenn. XXXIV. Nr. 7. 1907. XL. Nr. 5. 1912.

Lubbock, J., Monograph of the Collembola and Thysan. Lond. 1873.

Oudemans, J. T., Beitr. z. Kenntn. der Thysan. u. Collemb. Bijdr. Dierk. Amsterd. 1888. S. 149—226. T. 1—3.

— Apterygota des indischen Archipels. Weber, Zool. Erg.-Reise. I. 1890. 73—91.

Reuter, O. M., Apterygogenea fennica. Acta Soc. Faun. Flor. Fenn. XI. (4) 1895.

Schäffer, C., Apterygoten. Hamb. Magelh. Sammelreise. 1897. 48 S. 3 Taf.

Schött, Har., N. Amer. Apterygogenea. Proc. Calif. Ac. (2) VI. 1896. 169—196.

Silvestri, F., Thysanura. Fauna Chilensis. III. (3) Suppl. VI. Zool. Jb. 1905. 773—806. T. 38—44.

— Materiali per lo studio d. Tisanuri. I—V. Boll. Soc. Ital. 1902, VI. VII. Redia 1904, VIII—XI. Bol. Lab. Portic. 1908—1910. XII—XV. Redia 1910.

— Descrizione di alcuni Tisanuri indo-malesi. Bol. Lab. Portici 1916. XI. 83—119.

— Insectes Apterygogénes; in: Voyage Alluaud Afr. Or. 1918. 27 S.

Stummer-Traunfels, R. v., Vgl. Unters. über die Mundwerkz. der Thys. u. Coll. Sb. Ak. Wien C. (1) 1891. 216—236. T. 1.—2.

Tullberg, T., Sveriges Podurider. K. Sv. Vet. Ak. Handl. X. 1872. 70 S. 12 Taf.

Uzel, H., Thysanura Bohemiae. Sb. böhm. Ges. 1890. II. 3—79.

Wahlgren, E., Apterygoten aus Ägypt. u. Sudan. Result. Schwed. Exp. 1906. 72 S.

— Svensk. Insektfauua. I. Apterygog. Ent. Tidskr. XXVII. 1906. 233 270.
Willem, V., Recherches sur les Collemb. et Thysan. Mém. Ac. Belg. LVIII. 1900. 144 S. 17 Taf.

Ordnung: Thysanura (Leach) Lubb. (Zottenschwänze, Thysanuren).

Lepismenae Latr. 1804, *Lepismides* Leach 1815, *Lepismida* Leach 1817, Gnathoda Billb. 1820 pp., *Lepismaedes* Billb. 1820, *Lepismatidae* Burm. 1838, *Lepismatina* Leun. 1860, *Thysanura* Lubb. 1869, *Lepismidae* Lubb. 1873, *Cinura* Pack. 1883, *Thysanura ectotropha* Grassi 1888, *Ectotrophi* Grassi 1890, *Ectognatha* Stummer 1891, *Lepismidi* Acloque 1898, Tisanuros Navas 1905 pp., *Lepismidos* Navas 1905, *Euthysanura* Schepot. 1909, Holomerentoma Prell 1912 pp., Panthysanura Crampt. 1920 pp.

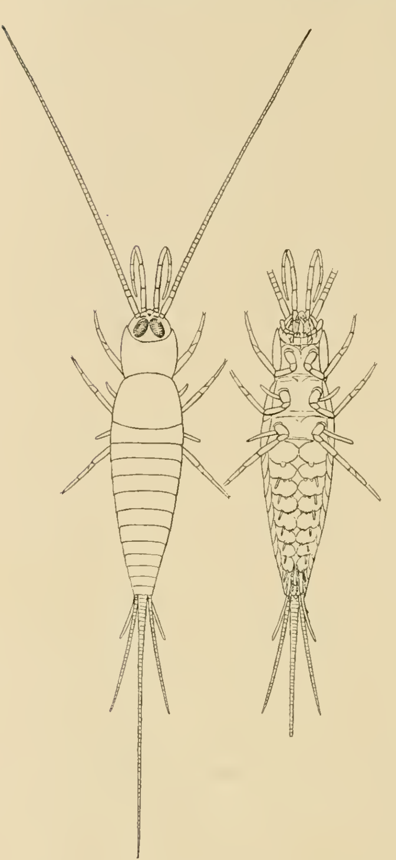


Fig. 290.
Machilis sp. Dorsal- und Ventralansicht. Schematisch. Etwa × 5. (Original.)

Mäßig große (unter 2 cm lange) Insekten von mehr oder weniger spindelförmiger Gestalt. Körper stets deutlich segmentiert, meist beschuppt und mit Borsten versehen. Kopf mit breiter Basis feststizend, wenig beweglich. Fühler lang, borstenförmig, homonom vielgliedrig. Komplexaugen meist entwickelt. Mundteile ektotroph; die Mandibeln mit gezähnter Kaufläche; Taster der 1. Maxillen stark entwickelt, 5—7gliedrig, Innen- und Außenladen gut ausgebildet. 2. Maxillen mit getrennten Laden und meist 3gliedrigem Taster. Segmente des Thorax nicht verwachsen, ziemlich groß und homonom. Die 3 Beinpaare einander ähnlich, mit großen Hüften; 2—3 Fußglieder; 2 oder 3 Klauen. Abdominalsegmente ziemlich gleichartig, nach hinten verjüngt; das 11. stets noch kenntlich und mit vielgliedrigen Cerci versehen, außerdem mit unpaarem gegliederten Terminalfilum. Abdominalsternite mit Coxalorganen verwachsen, welche an einer verschiedenen Zahl von Segmenten Griffel (Styli) tragen, oft auch ausstülpbare Bläschen. Segment 8 und 9 außer mit den Griffeln auch mit (zum Teil gegliederten) Gonapophysen versehen.

2 thorakale und 7—8 abdominale Stigmenpaare; Tracheen ohne oder mit primitiven Anastomosen. Rückengefäß lang mit zahlreichen Ostien. Bauchkette mit 8 abdominalen Ganglien. Darm gerade, Mitteldarm groß mit Divertikeln. Malpighische Gefäße 12 oder weniger.

Sehr bewegliche Landtiere, über die ganze gemäßigte und besonders über die warme Zone verbreitet. Scheinen vorwiegend von Detritus, Flechten usw. zu leben.

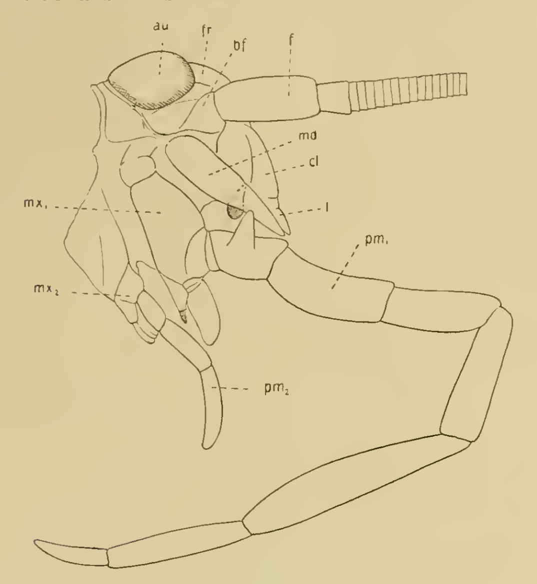


Fig. 291.

Kopf von *Machilis*. Seitenansicht. Etwa × 30. (Original.)

au Auge; *fr* Stirn; *f* Fühler; *bf* Basalstück der Fühler; *cl* Clipeus; *l* Oberlippe; *md* Mandibel; mx_1 1. Maxille; pm_1 deren Taster; mx_2 2. Maxille; pm_2 deren Taster.

Familien.

Facettaugen groß, meist am Scheitel zusammenstoßend. 3 Stirnaugen. Maxillartaster 7gliedrig. Coxalbläschen am Hinterleib vorhanden. Coxen der Mittel- und Hinterbeine mit Griffeln. *Machilidae.*

— klein oder fehlend. Keine Stirnaugen. Maxillartaster 5–6gliedrig. Keine Coxalbläschen. Coxen ohne Griffel. . . . . *Lepismatidae.*

Familie: Machilidae Grassi (Felsenspringer).

Forbicinida Leach 1815, Lepismidae Lubb. 1873 pp., *Machilidae* Grassi 1888, *Machiloidea* Handl. 1903, Crampt. 1920, *Microcoryphia* Verh. 1904, *Archaeognatha* Börn. 1904.

Dorsalseite stets stärker gewölbt, der Körper daher mehr zylindrisch. Prothorax immer kleiner und schmäler als der Mesothorax (Fig. 290). Die großen Facettaugen zeigen sehr kleine Ommen. 1. Maxillartaster auffallend lang, 7gliedrig, 2. Maxillartaster 3gliedrig,

kurz (Fig. 291). Hinterleibsringe mit großen plattenartigen Coxiten, die meist einen Stylus, außerdem noch 1—2 Paare von ausstülpbaren Bläschen proximal vom Stylus tragen (Fig. 292). Gonapophysen des 8. und 9. Segmentes meist deutlich gegliedert. ♂ außerdem mit einfachem gegliederten Penis (Fig. 293). Cerci und Terminalfilum lang und borstig. Styli der Mittel- und Hinterbeine meist sehr groß. Tarsen aus 3 oder 2 Gliedern bestehend (Fig. 294).

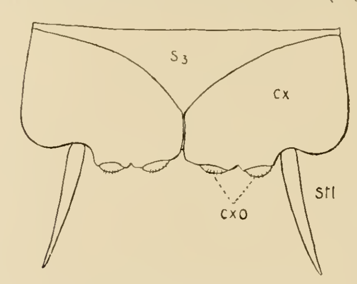


Fig. 292.
Ventralteil des 3. Abdominalsegments von *Machilis*. × 30. (Original.)
S3 Sternit; *cx* Coxalplatte; *cxo* ausstülpbare Bläschen; *stl* Styli.

Körper fein beschuppt, meist mit rinden- oder steinartiger Zeichnung. 2 thorakale und 7 abdominale Stigmenpaare. Tracheen ohne Anastomosen. 12 Malpighische Gefäße. Ovarien segmental angeordnet: kein Receptaculum seminis und keine Anhangsdrüsen. Jederseits 6 Hodenschläuche (Fig. 290—294).

An Felsen, Baumstämmen u. dgl. frei lebende, Sonne liebende Tiere. Springen durch Aufschlagen des Terminalfilum. Nähren sich von Flechten oder Detritus der Küste. Die großen Eier werden an Moos, Steine oder in Spalten angeklebt.

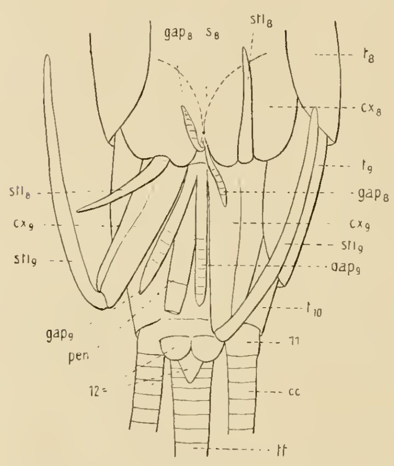


Fig. 293.
Endsegmente von *Machilis* ♂. Ventralseite. × 20. (Original.)
S8 8. Sternit; *t8, 9, 10* 8.—10. Tergit; *cx* Coxen; *stl* Styli; *cc* Cerci; *tf* Terminalfilum; *gap* Gonapophysen; *pen* Penis; *12* Telson mit After.

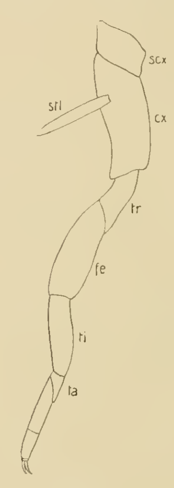


Fig. 294.
Linkes Mittelbein von *Machilis*. × 15. (Original.)
scx Subcoxa; *cx* coxa; *tr* Trochanter; *fe* Femur; *ti* Tibia; *ta* Tarsus; *stl* Stylus.

Es sind bis jetzt etwa 115 Arten beschrieben, die sich auf etwa 24 Genera verteilen, welche vielfach wohl nicht hinlänglich begründet erscheinen.

Im rein arktischen und antarktischen Gebiete scheint die Familie zu fehlen, wenn auch einige Arten etwas weiter nach Norden reichen als die Mehrzahl. Soviel man bis jetzt urteilen kann, scheint das warme Gebiet am reichsten zu sein, obwohl naturgemäß vorläufig die meisten Arten aus Europa und Nordamerika vorliegen: 55 palaearktische, 20 nearktische, 13 neotropische, 16 indomalayische, 7 afrikanische, 1 australische und 2 von Hawaii.

Nach Verhoeff gliedern sich die Machiliden in mehrere Familien und Unterfamilien, von denen ich jedoch nur folgende für berechtigt halte:

1. Wenigstens einige Abdominalsegmente mit je 2 Paar Coxalsäcken. *Machilinae.*
   Abdominalsegmente stets nur mit je 1 Paar Coxalsäcken . . 2
2. Sternite der Abdominalsegmente nicht oder nur wenig zwischen die Coxa eingeschoben. . . . . *Meinertellinae.*
   — — — als große Dreiecke zwischen die Coxite tretend. *Praemachilinae.*

Unterfamilie: Machilinae (Verh.) m.

Machilidae (Machilinae + Halomachilinae) Verh. 1910.

Genera: Machilis Latr., Petrobius Leach und einige andere.

Unterfamilie: Meinertellinae (Verh.) m.

Meinertellidae (Meinertellinae + Allomachilinae) Verh. 1910.

Genera: Machiloides Silv., Machilinus Silv. usw.

Unterfamilie; Praemachilinae m.

Teutoniidae Verh. 1910. Forbicinidae Verh. 1911.

Genera: Praemachilis Silv., Dilta Strand (= Teutonia Verh.) usw.

Literatur.

Bär, H., Beitr. z. K. der Thysanuren. Jen. Ztschr. XLVIII. 1912. 1—92. T. 1—6.
Grassi, B., I progenitori dei Miriapodi e degli Insetti. III. Contr. allo studio dell'Anat. del genere Machilis. Atti Acad. Catania. (3) XIX. 1885.
Silvestri, F., Note sui Machilidae. Redia III. 1906. 325—340.
— Nuovi generi e specie di Machilidae. Redia II. 1905. 3—9.
— Contr. alla conosc. dei Machilidi dell' Amer. Sett. Bol. Lab. Portic. Vol. 1911.
Verhoeff, K. W., Über vergl. Morph. des Kopfes niederer Ins. Nova Acta. Vol. 84. 1904.
— Über Felsenspringer. 3—5. Zool. Anz. Vol. 36—38. 1910—1911.
— Über Felsenspringer. 6. Z.-wiss. Insektenb. VIII. 1912.

Familie: Lepismatidae Escherich (Fischchen).

Lepismida Leach 1815, Lepismidae Lubb. 1873 pp., *Lepisminae* Parona 1878, *Lepismidae* Grassi 1888, *Lepismida* Haeckel 1896, *Lepismoidea* Handl. 1903, *Zygentoma* Börn. 1904. *Lepismatidae* Escherich 1905. *Lepismatoidea* Crampt. 1920.

Dorsalseite schwach gewölbt, der Körper daher mehr flach (Fig. 295, 296). Der Prothorax nicht verschmälert, meist so groß oder größer als der Mesothorax. Facettaugen klein, seitlich gelegen, mit wenigen großen Ommen oder ganz reduziert. Ocellen reduziert. Taster der 1. Maxillen ziemlich kurz, mit 5—6 Gliedern, jene der 2. Maxillen mit 4 Gliedern (Fig. 297). Coxite der Abdominalsegmente meist ohne Bläschen, meist mit Griffeln. Cerci und Terminalfilum borstig, von

wechselnder Länge. Gonapophysen meist deutlich gegliedert. Hüften der Thorakalbeine ohne Styli, Tarsen 3- oder 2 gliedrig. Penis gegliedert. Körper nur selten unbeschuppt; Farbe meist blaß, ohne deutliche Zeichnung. 2 thorakale und 8 abdominale Stigmenpaare. Tracheen mit primitiven Anastomosen. Darm mit wenigen Malpighischen Gefäßen. Ovarien nicht segmental angeordnet. Receptaculum und Anhangsdrüsen vorhanden. Zahlreiche Hodenfollikel. Leben im Dunkeln unter Steinen, Rinde, Laub, in Ritzen usw. oder bei Ameisen bzw. Termiten. Laufen schnell, können aber nicht springen. Fressen allerlei tierische und pflanzliche Stoffe. Eier werden in Spalten abgelegt.

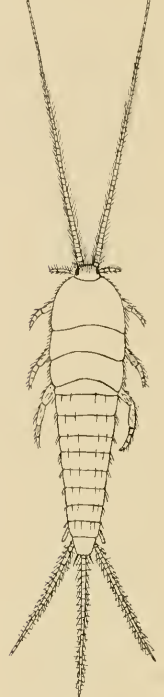


Fig. 295.
Lepisma saccharina L. × 5. Schematisch. (Original.)

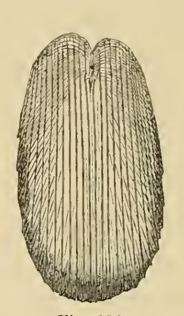


Fig. 296.
Schuppe von *Lepisma saccharina* L. × 300. (Schematisch nach Lubbock. Original.)

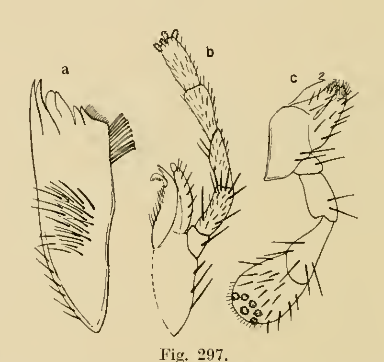


Fig. 297.
a) Mandibel von *Ctenolepisma*; b) 1. Maxille; c) 2. Maxille von *Nicoletia*. Stark vergr. (Schematisch nach Escherich. Original.)

Eine ausgesprochen thermophile Gruppe; fehlt im arktischen und antarktischen Gebiet und ist im kälteren gemäßigten nur sehr schwach vertreten. Es sind etwa 228 Arten beschrieben, die in etwa 44 Genera verteilt werden, von denen aber viele bis jetzt monotypisch geblieben

sind und vermutlich keine längere Dauer haben werden. Von den Arten entfallen 46 auf die paläarktische, 82 auf die äthiopische, 43 auf die indische, 11 auf die nearktische, 32 auf die neotropische, 12 auf die australische Region, 2 auf Hawaii. Einige Arten sind sehr weit verbreitet; die in Häusern lebenden (*Lepisma saccharina* L. und *Thermobia domestica* Pack.) sind fast kosmopolitisch geworden.

Nach Escherich gliedern sich die Lepismatiden in 3 Unterfamilien:

1. Augen vorhanden . . . . 2.
— fehlend . . . . *Nicoletiinae*.
2. Körper beschuppt . . . . *Lepismatinae*.
— unbeschuppt . . . . *Maindroniinae*.

Unterfamilie: Lepismatinae Escherich 1905.

Die Genera *Lepisma* L., *Thermobia* Bergr., *Acrotelsa* Esch., *Ctenolepisma* Esch. u. a.

Unterfamilie: Maindroniinae Escherich 1905.

Die subterrane Gattung *Maindronia* Bouv.

Unterfamilie: Nicoletiinae Escherich 1905.

Gastrotheoidea Cook 1896.

Die Genera *Atelura* Heyd., *Nicoletia* Gerv. u. v. a., meist myrmecophile oder termitophile Formen, vorwiegend aus den Tropen.

Literatur.

Escherich, K., Das System der Lepismatiden. Zoologica XVIII. 1905. 164 S. 4 Taf.

Ordnung: Entotrophi Grassi (Entotrophe).

Thysanura Lubb. 1873 pp., *Campodeidae* Westw. 1873, *Thysanura entotropha* Grassi 1888, *Entotrophi* Grassi 1890, Entognatha Stummer 1891 pp., *Archinsecta* Haeckel 1896, *Campdeoidea* Handl. 1903, *Diplura* Börn. 1904, Holomerentoma Prell 1912 pp., Panthysanura Crampt. 1920 pp.

Kleine bis mittelgroße (bis 40 mm), schwerfällige, fast pigmentlose Insekten von schlankem Bau. Körper stets deutlich und auffallend homonom segmentiert, nur selten beschuppt. Kopf mit geringer Beweglichkeit, augenlos, mit langen vielgliedrigen Fühlern. Mundteile entotroph, d. h. in eine Höhle des Kopfes versenkt und ziemlich reduziert, die Mandibeln mit gezähntem Ende, 1. Maxillen mit getrennten Kauladen und rudimentärem Taster, 2. Maxillen mit warzenförmigen Laden und ebensolchem Tasterrudiment. Segmente des Thorax nicht verwachsen, das 1. etwas kleiner als die folgenden. Die 3 Beinpaare homonom mit ziemlich kleinen Hüften ohne Griffel. Tarsen eingliedrig mit 2 Endklauen. Abdomen mit 10 deutlichen gleichartigen Segmenten; 11. Segment reduziert, mit gegliederten fühlerartigen oder mit ungegliederten zangenartigen Cerci, ohne unpaaren Endfaden. Eine verschiedene Anzahl Segmente mit Coxalorganen (Griffel und meist Bläschen). Äußere Genitalanhänge sehr reduziert.

1—2 thorakale Haupt- und manchmal noch 2 Nebenstigmenpaare, 7 oder keine abdominalen Stigmenpaare. Tracheen ohne oder mit schwachen Anastomosen. Darm gerade, mit oder ohne Malpighische Gefäße. Rückengefäß lang. Bauchkette mit 7—8 abdominalen Ganglien

Leben verborgen, nähren sich von organischem Detritus und sind mit Ausnahme der kälteren Gebiete über die ganze Welt verbreitet.

Familien.

1. Cerci zangenartig, ungegliedert. . . . . *Japygidae.*
   — gegliedert . . . . 2.
2. Cerci, den Ausführungsgang einer Drüse enthaltend, relativ kurz. *Projapygidae.*
   — ohne Drüse . . . . 3.
3. Cerci lang, vielgliedrig, ebenso die Fühler. . . . *Campodeidae.*
   — kürzer, mit einer geringen Gliederzahl. Larven von *Japygidae.*

Literatur.

Grassi, B., I progenitori degli Insetti e dei Miriapodi. L'Japyx e la Campodea. Atti Acc. Gioen. (3) XIX. 1885. 83 S. 5 Taf.
Meinert, Fr., Campodeae. Naturh. Tidskr. (3) III. 41 S. 1 Taf. 1865.

Familie: Campodeidae (Westw.) Handl. (Campodeiden).

Campodeadae Lubb. 1873, *Campodidae* Parona 1878, *Campodeida* Haeckel 1896, *Rhabdura* Cook 1896, *Campodeidi* Acloque 1898, *Campodidos* Navas 1905, *Campodeidae* Handl. 1906, Crampt. 1920 pp., Prothysanura Schepotieff 1909 pp.

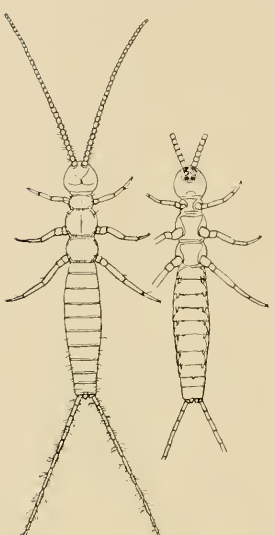


Fig. 298.
Campodea sp. Dorsal- und Ventralansicht. Etwa × 6. (Original.)

Sehr zarte, kleine blasse Tiere (Fig. 298). Antennen und Cerci lang und vielgliedrig, letztere ohne Drüse, behaart. 1. Segment mit Beinstummeln, 2.—7. mit jederseits einem Griffel und einem Bläschen. ♂ mit kurzem Penis, die anderen Genitalanhänge atrophiert. ♀ nur mit 3 Genitalpapillen. Ovarien und Hoden nur aus einem Paar Schläuche bestehend. Samenblase und Anhangsdrüsen fehlen. Thorax mit einem Paar normalen und 2 Paar Nebenstigmen. Hinterleib ohne Stigmen. Malpighische Gefäße auf einen Ring sog. Nierenzellen an der Basis des Enddarmes beschränkt. Nur selten beschuppt (*Lepidocampa*).

Unter Steinen, in der Erde, in Höhlen oder im modrigen Holze. Kurzgestielte Eier in Erdhöhlen.

Etwa 57 Arten, die sich auf die Genera *Campodea* Westw. und 8 kleinere Genera verteilen. Von den Arten sind 26 paläarktisch, 12 nearktisch, 9 neotropisch, 4 orientalisch, 5 afrikanisch und 1 von Hawaii. Manche sehr weit verbreitet. Scheinen die gemäßigten Gebiete zu bevorzugen.

Literatur.

Bagnall, R., Records and Descriptions of Brit. Campodeidae. Ent. M. Mag. LIV. 1910. 109—113.
Silvestri, F., Breve descrizione comparativa di Lepidocampa con Campodea. Ann. Mus. Buen. Air. VI. 1899. 391—396. T. 7.
— Nuovi generi e spec. di Campod. Boll. Lab. Portici VI. 1911. 5—25.
— Contrib. alla Conosc. dei Campod. Ibid. VI. 1912. 110—147.

? Familie: Projapygidae Cook.

Projapygidae Cook 1896, Dicellura Schepot. 1909 pp., Rhabdura Börn. 1904 pp.

Die Arten dieser Familie (Fig. 300) werden von manchen Autoren für Jugendformen von Japygiden gehalten. Ihr wesentlicher Charakter liegt in den kürzeren gegliederten Cerci, an deren Endglied eine Drüse ausmündet (Fig. 301). Malpighische Gefäße vorhanden. Die Ovarien sind segmental angeordnet. Eine Samenblase ist vorhanden, aber keine Anhangsdrüsen. Hoden einfach. Thorax und Abdominalstigmen (9 bis

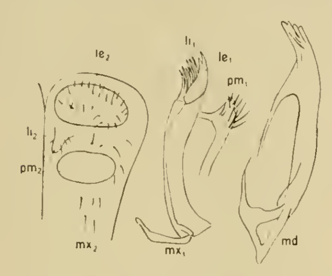


Fig. 299.
Kiefer von *Campodea*. Stark vergr. (Schematisch nach Stummer.)
md Mandibel; *mx₁* 1. Maxille; *mx₂* 2. Maxille; *li le* Innen- und Außenladen; *pm* Taster.

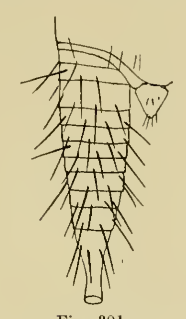


Fig. 301.
Ein Cercus von *Anajapyx*. × 200. (Nach Silvestri.)

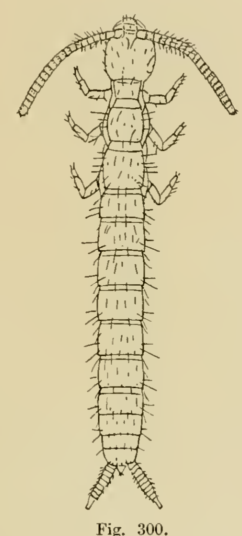


Fig. 300.
Anajapyx vesiculosus Silv. × 40. (Nach Silvestri.)

10 Paare) vorhanden. Segment 1 mit Beinstummeln, 2—7 mit Stylis und Säcken. Kleine zarte blasse Tierchen, die ähnlich leben wie die Japygiden.

3 Genera mit zusammen etwa 5 Arten aus dem Mediterrangebiet, Mexiko, Afrika und Südamerika.

Literatur.

Silvestri, F., Nuova contr. alla conosc. dell'Anajapyx. Ann. Labor. Portici V. 1905.

Familie: Japygidae Lubb. (Japygiden).

Japygidae Lubb. 1873, *Japygidinae* Parona 1878, *Dicellura* Cook 1895, *Uratochelia* Ashm. 1896, *Japygidi* Alcoque 1898, *Yapigidos* Navas 1905.

Schlanke, meist kleine Tiere, von denen einige jedoch fast eine Länge von 4 cm erreichen (Fig. 302). Die Cerci sind als kräftige, stark chitinisierte und pigmentierte Zangen ausgebildet, bei jungen Exemplaren anscheinend mehrgliedrig. Segmente 1—7 mit Stylis. Keine Malpighischen Gefäße. 9—11 Stigmenpaare (2 Haupt- und 2 Nebenstigmen am Thorax). Hoden einfach, Ovarien mit segmentalen Eiröhren.

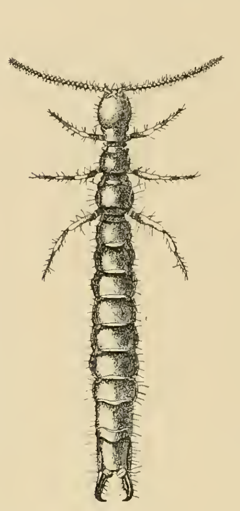


Fig. 302.
Japyx. × 10. (Nach Lubbock.)

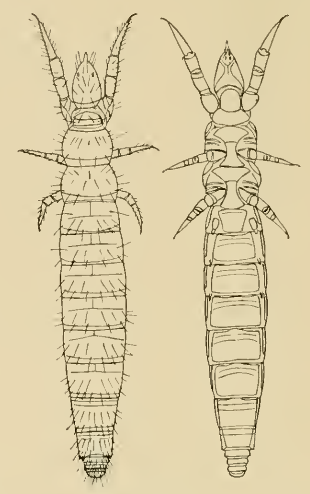


Fig. 303.
Acerentomon Doderoi Silv. (Protura). Dorsal- und Ventralansicht. × 40. (Schematisch nach Berlese.)

An feuchten warmen Orten unter Steinen. Eine ausgesprochen thermophile Gruppe. Das ♀ bebrütet die Eier.

Die Gattung *Japyx* und 3 kleinere Genera mit zusammen etwa 80 Arten: 21 paläarktisch (vorwiegend mediterran), 14 nearktisch, 16 neotropisch, 16 äthiopisch, 6 indomalayisch, 3 australisch, 1 neuseeländisch und 1 von Hawaii.

Literatur.

Verhoeff, K. W., Über die Endsegmente der Chilop. usw. u. zur Syst. von Japyg. Nova Acta. Vol. 81 (5). 1903. 259—297. T. 18—19.
— Zur vergl. Morph. u. Syst. der Japygiden. Arch. f. Nat. 1904. I (1) 63—114. T. 4—6.
Swenk, M. H., A Synopsis of the N. Am. Spec. of Japyx. Journ. N. Y. Ent Soc. XI. 129.

Ordnung: Protura Silv. (Proturen).

Protura Silvestri 1907, *Myrientomata* Berlese 1909, Prothysanura Schepot. 1909 pp., Ellipura Börn. 1910 pp., *Anamerentoma* Prell 1912, Panprotura Crampt. 1920 pp.

Im reifen Zustande ½—2 mm lange, weichhäutige unbeschuppte Tierchen von blasser oder gelber Farbe (Fig. 303). Kopf birnförmig, über dem Munde spitz ausgezogen. Fühler auf ein kleines Wärzchen reduziert. Augen fehlen. Mundteile (Fig. 304) in einer Grube versenkt, aber vorstoßbar, einen Stech- oder Saugapparat bildend. Mandibeln dolchartig zugespitzt, lang, 1. Maxillen mit spießförmiger Außen- und Innenlade und 3- oder 4gliedrigem Taster, 2. Maxillen mit spitzer Kaulade und 3gliedrigem Taster, Thoraxsegmente nicht verwachsen, das 1. am kleinsten. Beine mit eingliedrigen Tarsen und einfachen Klauen, die vorderen kräftiger als die anderen und fühlerartig vorgestreckt. Abdomen schlank, die ersten 8 Segmente fast gleich lang, das 9. kleiner, das 10. und 11. sehr kurz und eingezogen. An einigen Segmenten Beinrudimente (Griffel). Die Genitalöffnung ist un-



Fig. 304.
Kiefer von *Acerentomon*. × 400. (Schematisch nach Berlese.)
md Mandibel; *mx₁ mx₂* 1. und 2. Maxillen.

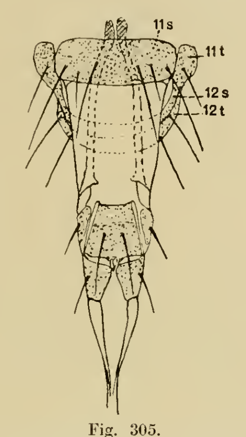


Fig. 305.
♂ Geschlechtsorgan von *Acerentomon*. Ventralansicht. × 400. (Schematisch. Original.)
11 s 11. Sternit; *11 t* 11. Tergit; *12 s* 12. Sternit; *12 t* 12. Tergit.

paar und liegt im Gegensatz zu anderen Insekten nicht im 8. oder 9., sondern im 11. Segment. Ein bei ♂ und ♀ ähnlicher gegliederter Genitalapparat (Fig. 305) entspricht vielleicht modifizierten Cerci. Stigmen fehlen oder nur 2 Paare im Thorax vorhanden. Rückengefäß lang. Darm gerade, Malpighische Gefäße fehlen. Ovarien und Hoden einfache Schläuche. Eigenartige paarige Drüsen münden im 8. Segmente. 7—8 abdominale Ganglien.

Diese winzigen Tierchen leben (? räuberisch) unter Moos und Laub, in der Erde oder in Kiefernrinde an feuchten Stellen. Die Larven haben anfangs nur 9 Segmente und erhalten erst später die volle Zahl (Anamerie).

Familien:

2 Paar Stigmen und Tracheen vorhanden. . . . *Eosentomidae*.
Weder Stigmen noch Tracheen vorhanden. . . . *Acerentomidae*.

Familie: Eosentomidae Berlese 1910.

Protapteridae Börn. 1910, *Rhammatocera* Börn. 1910.

Durch das Vorhandensein von Stigmen und Tracheen charakterisiert. Die Gattung *Eosentomon* Berl. mit etwa 8 Arten, davon 4 in Mittel- und Südeuropa, 1 in Nordamerika und 3 im indomalayischen Gebiete.

Familie: Acerentomidae Silv. 1907.

Stigmen und Tracheen fehlen.

Die Genera *Acerentomon* Silv. und *Acerentulus* Berl. mit zusammen etwa 13 Arten, alle paläarktisch, vorwiegend mediterran.

Literatur.

Berlese, A., Nuovi Acerentomidi. Redia V. 1908.
— Osservationi intorno a gli Acerentom. Redia V. 1908.
— Monographia dei Myrientomata. Redia VI. 1909.
Börner, K., Die phylogen. Bedeutung der Protura. Biol. Cbl. XXX. 1910.
Prell, H., Beitr. z. K. der Proturen. 1—III. Zool. Anz. Vol. 38. 1911. Vol. 40. 1912.
— Das Chitinskelett von Eosentomon. Zoologica LXIV. 1913.
Rimsky-Korsakow, M., Über die Organis. der Protura. Trav. Soc. Imp. Petersb. Vol. 42 (1). 1911. 24 S.
Schepotieff, A., Studien über niedere Insekten 1. Zool. Jb. (Syst.) XXVIII (2). 1909. 121—138. T. 3—5.
Silvestri, F., Descrizione di un nuovo genere d'insetti apterigoti rappresent. di un nuovo ordine. Boll. Lab. Portici 1. 1907. 296—311.

Ordnung: Collembola Lubb. (Springschwänze).

Podurellae Latr. 1804, *Podurellides* Leach 1815, *Podurida* Leach 1817, *Poduradae* Leach 1819, *Poduraedes* Billb. 1820, *Poduridae* Burm. 1838, *Podurina* Leun. 1860, Insecta ectoblasta Dohrn 1870 pp., Entognatha Stummer 1891 pp., *Apontoptera* Shipl. 1904, *Colémbolos* Navas 1905, Ellipura Börn. 1910 pp., Holomerentoma Prell 1912 pp., Panprotura Crampt. 1920 pp.

Kleine (fast nie mehr als 10 mm lange) zarte Tierchen (Fig. 306, 308, 309, 311, 312, 313) mit sehr mannigfacher, aus verschiedenen

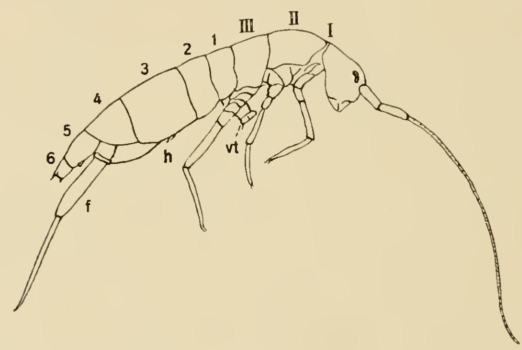


Fig. 306.
Tomocerus plumbeus L. (Collembola). Seitenansicht. × 10. (Nach Willem.)
I—III Thoraxsegmente; *1—6* Abdominalsegmente; *f* Furca; *h* Hamulus; *vt* Ventraltubus.

Wärzchen, Borsten, Haaren oder Schuppen bestehender Hautbekleidung, sehr oft mit buntem Farbenkleid, das zum Teil auf Pig-

menten, zum Teil auf Strukturfarben beruht. Kopf frei beweglich, mehr oder minder geneigt, mit stets gut entwickelten, aus 3—6 mehr oder weniger heteronomen Gliedern bestehenden Fühlern, an denen verschiedene Sinnesorgane (Tasthaare und Riechzäpfchen) liegen. Hinter den Fühlern meist mit einem „Postantennalorgan". (Fig. 307.) Augen in verschiedenem Grade modifiziert, an Stelle der

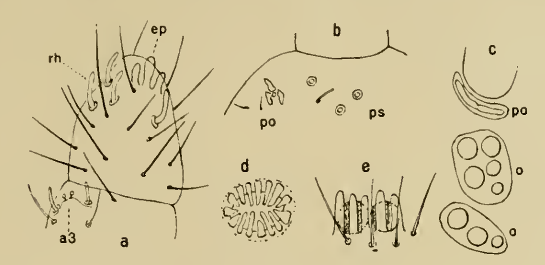


Fig. 307.
Sinnesorgane von Collembolen. Stark vergrößert. (Schematisch. Original.)
a) linker Fühler von Xenylla:
rh Riechhaare; *ep* Endpapille (einziehbar); *a₃* Antennalorgan III.
b) Kopf mit Basis des linken Fühlers von Onychiurus;
po Postantennalorgan; *ps* Pseudocellen.
c) Rechte Fühlerbasis. Postantennalorgan (*po*) und Augen (*o*) von Tetracanthella.
d) Postantennalorgan von Pseudachorutes.
e) Antennalorgan III von Onychiurus.

Facettaugen höchstens Gruppen von Einzelaugen. Stirnaugen oft vorhanden. Mundteile entotroph, in eine Höhle des Kopfes versenkt und mehr oder weniger stark reduziert, teils kauend, teils stechend-saugend. In der Regel sind noch alle 3 Kieferpaare nachweisbar, doch scheinen normale Taster nicht mehr vorzukommen. Segmente des Thorax nicht verwachsen, in verschiedenem Grade heteronom, der Mesothorax am stärksten ausgebildet. Die 3 Beinpaare stets gut entwickelt und ziemlich gleichartig; die eingliedrigen Tarsen mit sehr komplizierten Klauenbildungen. Abdomen nur aus 6 meist sehr ungleichen Segmenten bestehend, deren Grenzen oft mehr oder weniger verwischt sind. Umgewandelte Extremitäten finden sich meistens auf dem 1. Segment als „Ventraltubus" und auf dem 4. Segment als „Furca" oder Springgabel erhalten, welch letztere sekundär häufig unter den 5 Tergiten verlagert ist. Gliedmaßen des 3. Segmentes sind oft noch als sog. „Hamulus" erhalten. Alle diese Bildungen spielen in der Systematik eine hervorragende Rolle, unterliegen aber in mehreren Reihen einer parallelen Reduktion. An der Springgabel unterscheidet man das unpaare Basalstück als Manubrium, die beiden Äste, Dentes, und deren klauenartige Endstücke, Mucrones.

Cerci, Terminalfilum und typische Hüftgriffel fehlen den Collembolen, ebenso deutliche äußere Genitalanhänge, wie Gonapophysen u. dgl.

Tracheen nur bei wenigen Formen vorhanden und dann von Kopfstigmen ausgehend. Darm gerade, ? ohne Malpighische Gefäße, in Vorder-, Mittel- und Enddarm gegliedert. Rückengefäß kurz, mit nur

wenigen Ostien. Nervensystem stark konzentriert. Ovarien und Hoden aus je einem Paar Schläuchen bestehend mit unpaarem Vas deferens.

Die Collembolen leben meist von verwesenden Stoffen, seltener von frischen Pflanzen und sollen (*Smynthurus*) sogar manchmal schädlich sein. Sie haben unter allen Landtieren die weiteste Verbreitung, finden sich in den Tropen sowie im arktischen und antarktischen Gebiete, auf Schnee, Gletschern, Wasser, in Höhlen, bei Termiten und Ameisen, in Häusern usw., hauptsächlich aber am Boden unter Laub, Moos, Abfall, Rinde u. dgl. Die meisten Formen sind sehr beweglich und springen ausgezeichnet mit Hilfe ihrer Springgabel. Einige besitzen Leuchtvermögen. Sekundäre Sexualcharaktere kommen vor.

Unterordnungen, Familien und Unterfamilien.

1. Rumpfsegmente deutlich voneinander geschieden; höchstens 2 Hinterleibsringe verwachsen. Körper mehr oder minder gestreckt. Kopf wagrecht, selten stärker geneigt, die Antennen in der distalen Hälfte sitzend. Keine Tracheen. Oft beschuppt. Furca häufig reduziert. . . Unterordnung: *Arthropleona*. 2
— bis auf die 2 letzten deutlich geschieden. Von gedrungener Gestalt. Kopf senkrecht, die Antennen in der Mitte sitzend. Kopftracheen mit Stigmen vorhanden. Keine Schuppen. Furca groß. . . Unterordnung: *Actaletoidea*. Familie: *Actaletidae*.
— zu 2 Komplexen verschmolzen, höchstens die Endsegmente gut abgeschnürt. Mehr oder weniger kuglige Formen. Kopf senkrecht, hypognath, die Fühler in oder oberhalb der Mitte sitzend, nur selten vor der Mitte. Kopftracheen in der Regel deutlich. Keine Schuppen. Furca groß. Unterordnung: *Symphypleona*. 8.
2. Tergit des 1. Thorakalsegmentes von oben deutlich sichtbar, behaart. Furca vorhanden oder fehlend; Integument meist weich und gekörnt. Keine Schuppen. Manubrinus ventral unbehaart. Familie: *Poduridae* 3.
— — — — — — — nicht sichtbar, unbehaart. Furca meist vorhanden. Oft mit Schuppen. . . Familie: *Entomobryidae* 5.
3. Mit Pseudocellen. Ohne Augen. 3. Fühlerglied außer mit Sinnesstäbchen auch mit Sinneskegeln. Unterfamilie: *Onychiurinae*.
Ohne Pseudocellen. Mit oder ohne Augen. 3. Fühlerglied nur mit Stäbchen. . . . . 4.
4. Kopf hypognath. Augen dem Kopfhinterrande genähert. Dentes geringelt, über den Ventraltubus hinausreichend. Manubrium mit einem medianen Tragstück der Dentes. Unterfamilie: *Podurinae*.
— mehr oder weniger prognath. Augen vor der Kopfmitte gelegen oder fehlend. Dentes nicht geringelt, nur selten über den Ventraltubus hinausreichend, oft mehr oder weniger oder ganz reduziert. Manubrium, wenn vorhanden, ohne medianes Tragstück. . . . . Unterfamilie: *Achorutinae*.
5. Abdominalsegment 3 (in der Rückenlinie gemessen) bedeutend kürzer als 4.; Trochanteralorgan (steife aufrechte Borsten) an der Oberseite der hinteren Trochanteren vorhanden, Ventralkante der Klauen in der Regel gespalten. Furca vorhanden. Mit oder ohne Schuppen. . . . . . . Unterfamilie: *Entomobryinae*.

Abdominalsegment länger oder fast gleich lang wie 4. Kein Trochanteralorgan (? ob immer). Ventralkante der Klauen meist einfach . . . . 6.

6. Abdominaltergit 3 erheblich länger als 4. Furca vorhanden. Mit längsgerippten Schuppen. Unterfamilie: *Tomocerinae*.
— — und 4 fast gleich lang, oder 4 etwas länger . . . . . 7.

7. Ohne Schuppen. Furca manchmal fehlend.
Unterfamilie: *Isotominae*.
Beschuppt. Furca vorhanden.
Unterfamilie: *Oncopodurinae* (+ *Heteromuricinae*).

8. Fühler kürzer als die Kopfdiagonale, in oder etwas vor der Kopfmitte sitzend. Coxen verlängert. . . . . Familie: *Neelidae*.
— länger als die Kopfdiagonale, oberhalb der Kopfmitte sitzend. Coxen normal. . . . . Familie: *Sminthuridae* 9.

9. Hinterleibsrücken mit einem auffallenden keulenförmigen Fortsatz.
Unterfamilie: *Corynephoriinae*.
— ohne Fortsatz. 10.

10. Fühlerknie zwischen Glied 3 und 4, Glied 4 länger als 3.
Unterfamilie: *Sminthurinae* (+ *Sminthuridinae*.)
— — — zwischen 2 und 3, Glied 4 kürzer als 3.
Unterfamilie: *Dicyrtominae*.

Die Feststellung der Phylogenie ist wie bei allen Gruppen, in denen keine Stammformen, sondern nur hochspezialisierte Endglieder erhalten sind, äußerst schwierig. Jede der Unterordnungen zeigt andere ursprüngliche Charaktere und ist in anderer Richtung spezialisiert, so daß man keine zum Ausgangspunkte wählen kann. Eine hypothetische Stammform müßte wohl einen gut und ziemlich homonom segmentierten Körper mit freiem Prothorax, gut entwickelten Ventralanhängen (Tubus, Hamus, Furca), Lateral- und Stirnaugen und vermutlich mehrgliedrigen Fühlern gehabt haben. Beschuppt war sie vermutlich nicht. Ob die Tracheen schon vorhanden waren, ist nicht entschieden. Schwund der Augen und Sprungapparate ist sicher mehrmals eingetreten.

Unterordnung: Arthropleona Börner 1901.

Entomobryoidea Crampt. 1920.

Körper gestreckt, deutlich segmentiert. Kopf wagerecht, die Antennen in der distalen Hälfte inseriert. Tracheen fehlend. Ventralsäcke kurz, sackförmig und glattwandig. Furca oft fehlend.

Familie: Poduridae (Lubb.) Börner (Poduriden).

Podurelles Nicolet 1841 pp., *Poduridae* Lubb. 1862 pp., *Lipurinae* Tullb. 1872, *Lipuridae* Schött 1893, Poduridi Acloque 1898 pp., *Aphoruridae* Schtscherb. 1898, *Achorutidae* Börn. 1901, *Poduridae* Börn. 1906, *Poduromorpha* Börn. 1913.

Fühler kurz, viergliedrig. Ihr 3. Glied mit einfachem oder kompliziertem Sinnesorgan, das 4. Glied fast immer mit Riechhaaren und retraktilem Endkolben. Außenbildungen des Postantennalorganes meistens vorhanden. Pseudocellen manchmal vorhanden. Tergit des Prothorax gut erhalten. Furca, wenn erhalten, unter Segment 4 gelegen. Integument fast immer gekörnelt, ohne Schuppen (Fig. 308).

Diese Familie umfaßt etwa 30 Genera mit zusammen an 300 Arten. Sie ist in den heißen Gebieten anscheinend viel schwächer vertreten als in den kälteren und kalten. Eine Reihe von Arten lebt ausschließlich im arktischen und antarktischen Gebiete. Von den Arten entfallen etwa 180 auf die palaearktische, 55 auf die nearktische, 28 auf die südamerikanische, 3 auf die afrikanische, 14 auf die indomalayische und 10 auf die australische Region.

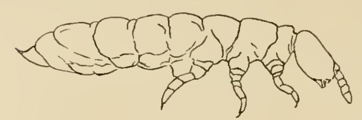


Fig. 308.
Onychiurus armatus Tullb. (Collembola). × 14. (Nach Willem.)

Unterfamilie: Podurinae (Schtsch.) Börner.

Poduridae Lubb. 1873 pp., Podurida Haeckel 1896 pp., Podurinae Schtscherb. 1898 pp., Poduridos Navas 1905 pp., *Podurinae* Börn. 1906, Linnan. 1912, *Poduridae* Börn. 1913.

Typische Gattung: *Podura* (L.) Tullb. mit *aquatica* L. und einigen anderen.

Unterfamilie: Achorutinae Börner.

Anouridae Lubb. 1869 pp., Lipurinae Tullb. 1872 pp., Poduridae Lubb. 1873 pp., Lipuridae Tömösv. 1882 pp., Aphoruridae Mc. Gill. 1893 pp., Podurida Haeckel 1896 pp., Lipuridi Acl. 1898 pp., Aphorurinae Schtsch. 1898 pp., *Anuridae* Absol. 1900, Neanurinae (Neanurini + Achorutini pp.) Börner 1901, Anuridos Navas 1905, *Achorutinae* (Achorutini + Pseudachorutini) Börner 1906, Hypogastrurinae Börn. 1906, Hypogastrurinae + Achorutinae Linnan. 1912.

Die Genera: *Xenylla* Tullb., *Hypogastrura* Bourl., *Friesea* D. T., *Pseudachorutes* Tullb., *Odontella* Schäff., *Anurida* Lab., *Achorutes* Templ. und einige andere.

Unterfamilie: Onychiurinae Börner.

Lipurelles Nicol. 1841, Lipuridae Lubb. 1862, Lipurinae Tullb. 1872 pp., Aphoruridae Mc. Gill. 1893 pp., Aphorurinae Schtsch. 1898 pp., Lipuridi Acl. 1898 pp., Aphorurinae, Aphorurini Börn. 1901, Lipuridos Navas 1905, Onychiurinae Börn. 1906, Linnan. 1912, Onychiuridae Börn. 1913.

Die Genera: *Onychiurus* Gerv. (= *Lipura* et *Aphorura* Auct. pp.), *Tullbergia* Lubb. u. a.

Familie: Entomobryidae Schött.

Podurelles Nicol. 1841 pp., Poduridae Lubb. 1862 pp., *Templetoniinae* Tullb. 1872, *Degeeriadae* Lubb. 1873, *Degeeriidae* Tullb. 1876, *Templetoninae* Reut. 1876, *Degeriadae* Tömösv. 1882, *Entomobryidae* Schött 1893, Poduridi Acl. 1898 pp., *Templetoniidae* Uzel 1898, *Entomobridos* Navas 1905, *Entomobryomorpha* Börn. 1913.

Fühler 4—6 gliedrig, oft verlängert, ihr 3. Glied mit einfachem Sinnesorgan, das 4. selten mit Riechhaaren, oft mit nicht retraktilem Endkolben. Außenbildungen des Postantennalorganes, wenn vorhanden, einfach gebaut. Pseudocellen fehlen. Integument meistens glatt, oft beschuppt. Tergit des Prothorax reduziert. Furca meistens vorhanden, meistens unter Segment 5 gerückt.

In diese Familie fallen etwa 50 Genera mit 560 Arten. Von diesen entfallen 266 auf die palaearktische, 96 auf die nordamerikanische, 54 auf die südamerikanische, 29 auf die afrikanische, 72 auf die indomalayische und 45 auf die australische Region. Die Gruppe scheint in den warmen Gebieten stärker vertreten zu sein als die Poduriden, fehlt aber auch in den Polargebieten keineswegs.

Unterfamilie: Isotominae Carl.

Aphoruridae Schäff. 1896 pp., *Isotominae* Carl 1899. Isotomini et Anurophorini Börn. 1901. Isotomurini Börn. 1906, Isotomidae Börn. 1913 pp.

Die Genera *Anurophorus* (Nic.) Tullb., *Folsomia* Will., *Proisotoma* Börn., *Isotoma* (Bourl.) Börn., *Isotomurus* Börn. u. a. (Fig. 309).

Unterfamilie: Oncopodurinae Carl und Lebed. 1905.

Die in Höhlen der Krim vorkommende Gattung *Oncopodura* und vermutlich *Heteromuricus* Imms aus Indien (1912), auf welche die Gruppe Heteromuricinae errichtet wurde.

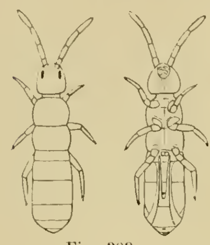


Fig. 309.
Isotoma sp. (Collembola). Dorsal- und Ventralansicht. × 7. (Schematisch nach Tullberg.)

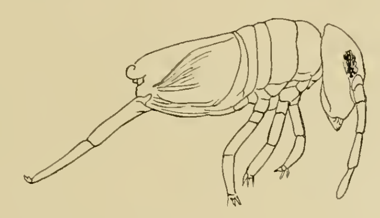


Fig. 311.
Actaletes neptuni Giard. (Collembola). × 56. (Nach Willem.)

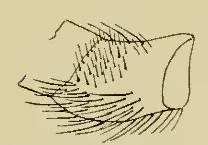


Fig. 310.
Trochanteralorgen von *Paronella*. (Collembola). × 150. (Nach Börner.)

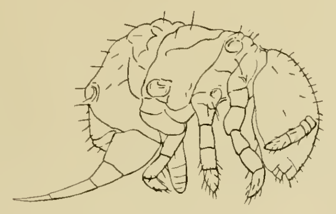


Fig. 312.
Megalothorax minimus Willem (Collembola). × 160. (Schemat. nach Willem.)

Unterfamilie: Entomobryginae (Schäff.) Carl 1899.

Entomobryinae Schäffer 1896 pp., Carl 1899, Entomobryini Schäffer 1897 pp., Entomobryaeformes + Lepidocyrtiformes Börn. 1901, Entomobryinae Börn. 1903, Entomobryini + Cyphoderini + Paronellini + Orchesellini Börn. 1906, Entomobryidae, Entomobryinae + Paronellinae + Cyphoderinae Börn. 1913, Troglopedetini et Cyphoderini Börn. 1913.

Die Genera *Entomobrya* Rond., *Sinella* Brook, *Sira* Lubb., *Lepidocyrtus* Bourl., *Heteromurus* Wank., *Orchesella* Templ., *Cyphoderus* (Nic.) Tullb., *Paronella* Schött und viele andere (Fig. 310).

Unterfamilie: Tomocerinae (Schäff.) Carl.

Tomocerinae Schäff. 1896 pp., Tomocerini Schäff. 1897 pp., *Tomocerinae* Carl 1899, Tomocerini Börn. 1901, Abs. 1903, Lepidophorellini Abs. 1903, *Tomoceridae* Börn. 1913, Lepidophorellinae Börn. 1913.

Die Genera *Tomocerus* Nic., *Lepidophorella* Schäff. und einige andere (Fig. 306).

Unterordnung: Actaletoidea m.

Körper gedrungen, deutlich segmentiert bis auf die 3 letzten Segmente, deren Grenzen nicht scharf ausgeprägt sind. Kopf senkrecht, die 4gliedrigen Antennen in der Mitte inseriert. Kopftracheen vorhanden. Furca gut entwickelt. Haut ohne Schuppenkleid. Prothorax von oben nicht sichtbar.

Familie: Actaletidae m.

Actaletinae Börn. 1902, Isotomidae Börn. 1913 pp.

Die einzige monotypische Gattung *Actaletes* Giard wurde an der Meeresküste in Frankreich gefunden (Fig. 311).

Unterordnung: Symphypleona Börn. 1901.

Sminthuroidea Crampt. 1920.

Körper gedrungen, ei- oder kugelförmig. Abdominalsegmente weitgehend verschmolzen, meist nur in einen größeren vorderen und kleineren hinteren Komplex geschieden. Kopf fast immer senkrecht; die 4gliedrigen Fühler in oder oberhalb der Mitte inseriert, meist deutlich gekniet und ihr Endglied oft mit angedeuteter Gliederung. Kopftracheen meist vorhanden. Ventralsäcke meist lang, ihre Wand glatt oder warzig. Furca immer entwickelt. Haut ohne Schuppenkleid. Thoraxsegmente von oben oft kaum sichtbar.

Familie: Neelidae Fols. 1874.

Megalothoracini Börn. 1900, *Megalothoracidae* Börn. 1901.

Fühler in oder etwas vor der Mitte des Kopfes inseriert, viel kürzer als die Kopfdiagonale. Hüften verlängert (Fig. 312).

Die Gattungen *Neelus* Fols. und *Megalothorax* Will. mit zusammen 4 Arten aus Nordamerika und Europa.

Familie: Sminthuridae (Lubb.) Tullb.

Smynthurelles Nicol. 1841, *Sminthurides* Bourl. 1843, *Smynthuridae* Lubb. 1862, *Smynthurinae* Tullb. 1872, *Sminthuridae* Tullb. 1876, *Smynthuridi* Acl. 1898, *Sminthurini* Börn. 1900.

Fühler hinter der Mitte des Kopfes inseriert, viel länger als die Kopfdiagonale, meist deutlich gekniet. Hüften nicht verlängert.

Etwa 13 Genera mit an 200 Arten, die vorwiegend aus den gemäßigten Gebieten stammen. Die Gruppe ist aber auch in den Tropen und Polargebieten vertreten. Es sind 109 palaearktische, 47 nordamerikanische, 18 südamerikanische, 7 afrikanische, 6 indomalayische und 6 australische erwähnt.

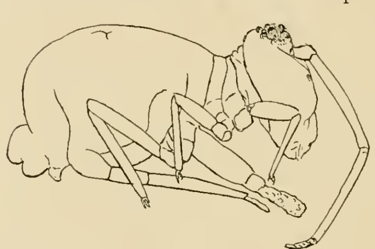


Fig. 313.
Dicyrtoma minuta Fabr. (Collembola). × 56. (Schematisch Original.)

Unterfamilie: Sminthurinae Börn.

Smynthuridae Lubb. 1869, *Sminthurinae* Börn. 1901, *Esminturidos* Navas 1905, Sminthurinae + Sminthuridinae Börn. 1906, Sminthurini + Bourletiellini + Sminthuridini + Katiannini Börn. 1913.

Die Genera *Sminthurides* Börn., *Sminthurinus* Börn., *Bourletiella* Banks, *Sminthurus* Latr. und einige andere.

Unterfamilie: Dicyrtominae Börn.

Papiriidae Lubb. 1869. *Papiriinae* Börn. 1901, *Papiridos* Navas 1905, *Dicyrtominae* Börn. 1906.

Die Gattung *Dicyrtoma* Bourl. (= *Papirius* Lubb.) u. a. (Fig. 313).

Unterfamilie: Corynephoriinae Abs. 1907.

Die malayische Gattung *Corynephoria* Abs., bisher monotypisch.

Literatur.

Absolon, K., Zwei neue Collembolen-Gattungen. Wien. Ent. Z. XXVI. 1907. 335.
Börner, C., Genera Insectorum. Neelidae fasc. 45. 1906.
— Das System der Collembolen usw. Mitt. N. Mus. Hambg. XXIII. 1906. 147.
— Das Antennalorgan III der Collemb. Z. Anz. XXVII. 1902. 92.
— Collembolen aus Ostafr. Madag., usw. Voelzkov-Reise. II. 1907. 147.
— Collembolen aus Südafr. usw. Denkschr. Med. Ges. Jena. XIII. 1908. 52.
— Die Familien der Collembolen. Z. Anz. XLI. 1913. 315.
— Zur Collembolenf. Javas. Das Trochanteralorg. Tidschr. Ent. LVI. 1913. 44.
— Oncopodura, eine schuppentragende Isotomide. Z. Anz. XLIII. 1914. 486.
Bourlet, M., Mémoire sur les Podurelles. Mém. Soc. Lille 1839. Mém. Soc. Agr. Douai 1842. Ann. Soc. Ent. Fr. 1842.
Carl, J., Über schweizerische Collembola. Rev. Suisse zool. VI. 1899.
— u. Lebedinsky, J., Mater. zur Höhlenf. der Krim. Z. Anz. XXVIII. 1905. 562.
Davenport, C. B., The Collembola of Cold Spring Beach, with special reference to the movements of the Poduridae. Cold Spr. Monogr. II. 1903. 32 S. 1 Taf.
Folsom, J. Wats., Neelus murinus. Psyche VII. 1896. 391.
— Japanese Collembola I. Bull. Essex Inst. XXIX. 1897. 51. II. Proc. Am. Acad. XXXIV. (9) 261.
Guthrie, J. E., The Collembola of Minnesota. Geol. N. H. Surv. Minnes. Z. ser. IV. 1903. 110 S. 16 Taf.
Imms, A. D., On some Collembola from India. Proc. Z. S. Lond. 1912. 80—125. T. 6—12.
Lie-Pettersen, O. J., Norges Collembola. Berg. Mus. Aarb. 1896. Nr. 8.
Nicolet, H., Recherches pour servir à l'hist. des Podurelles. Denkschr. Schwed. Nat. Ges. 1842. 88 S. 9 Taf.
Parona, C., Collembola. Atti Soc. Ital. Sc. Nat. XXI. 1879. 53 S.
Reuter, O. M., Etudes sur les Collemboles. Acta Soc. Fenn. XIII. 1880. 20 S. 1 Taf.
Schäffer, C., Collembola. Fauna arctica (Römer u. Schaudinn). 1. 237.
— Die Collembola der Umgebg. v. Hamburg. Mitt. Mus. Hamb. XIII. 1896. 147.
— Die Collembola des Bismarck-Archipels. Arch. f. Nat. 1898. 393.
Schött, H., Zur Syst. u. Verbr. pal. Collemb. Kgl. Sv. Vet. Ak. Handl. XXV. 1893.
Skorikow, A., Collemb. Zool. Erg. russ. Reise Spitzb. Ann. Mus. Petersb. V. 1900.
Wahlgren, Ein., Antarkt. Collemb. Ergebn. Schwed. Südpolexp. V. 1906.
Willem, V., Un Type nouveau de Sminthuridae: Megalothorax. Ann. Soc. Ent. Belg. XLIV. 1900. 7.
— Description de Actaletes neptuni. Bull. Soc. Fr. Belg. XXXIV. 1901. 474.

Unterklasse: Pterygogena Brauer (Pterygogenen).

Pterophora Clairville 1798, Pterodicera Latr. 1802, Alata (Retz. 1783) Latr. 1802, Metabolia Leach 1815, *Pterygogenea* Brauer 1885, *Pterygota* Lang 1888, Holomerentoma Prell 1912 pp.

Geflügelte oder sicher nur sekundär durch Rückbildung flügellose Insekten. In letzterem Falle nie mit den bei Apterygogenen erwähnten, speziell modifizierten Abdominalgliedmaßen (d. h. nie mit Coxalgriffeln und Bläschen, nie mit Sprunggabel, Ventraltubus u. dgl.), sondern entweder ohne oder nur mit genitalen lokomotorischen — oder Kiemen-Extremitäten des Hinterleibes. Organisation äußerst mannigfach, ebenso die ontogenetische Entwicklung, die meistens mit einer

sehr weitgehenden Metamorphose verbunden ist. Zahl der Abdominalsegmente höchstens auf 8 reduziert.

Hierher gehört die überwiegende Zahl der Insekten.

Literatur.

Vgl. die Abschnitte: „Geschichte", „Palaeontol.", „Phylogenie", „Insecta" (S. 380).

Albarda, H., Catal. rais. des Névropt. Pays-Bas. Tijdskr. Ent. XXXII. 1889.
Audouin, V., et Brullé, A., Hist. nat. des Ins. Orthopt. Paris 1835.
Banks, N., New Genera and Spec. of nearct. neuropteroid Ins. Tr. Am. Ent. Soc. XXVI. 1900. 239.
Bolivar, J., Sinopsis de los Orthopt. de España. Madr. 1876.
Brauer, F., Neuroptera austriaca. Wien 1857.
— Die Neuropt. Europas. Festschr. zool.-bot. Ges. Wien. 1876.
Brunner, C. v. Wattenwyl, Prodrom. der europ. Orthopt. Leipz. 1882.
— Revision du syst. des Orthopt. Genova 1893.
Charpentier, T. de, Orthoptera descripta et depicta Lipsiae, 1841—1845. 60 Taf.
Chopard, L., Recherches sur la conformation et le développement des derniers segm. abd. chez les Orthopt. Rennes 1920. 352 S. 7 Taf.
Finot, A., Fauna de l'Alger. et de la Tunis. Orthopt. 1897. (Ann. Soc. Ent. Fr.)
— Les Orthopt. de la France. Paris 1883. 2. Ed. 1892.
Fischer, L. H., Orthoptera europaea. Leipz. 1853.
Gerstäcker, A., Zur Morph. der Orth. amphibiot. Berlin 1873.
Hagen, H., Synops. of Neuropt. of N. Amer. 1861.
Heymons, R., Grundzüge der Entw. u. d. Körperb. von Odon. u. Eph. Anh. Abh. preuß. Akad. 1896.
Jacobson u. Bianchi, Orthopt. des russ. Reiches, Petersb. 1905.
Kirby, W. F., Synonym. Catal. of Orthopt. I. 1904. II. 1906. III. 1910.
Packard, A. S., The syst. posit. of Orthoptera. 3. Rep. U.S. Ent. Commiss. 1883.
Pictet, F. J., Hist. nat. des Ins. névropt. Genève et Paris 1841. 1845.
Rambur, M. P., Hist. nat. des Ins. Névroptères. Paris 1842.
Redtenbacher, J., Die Dermapt. u. Orthopt. v. Öst.-Ung. Wien 1900. 148 S. 1 Taf.
Rehn, J. A. G., u. Morgan, H., Stud. in Derm. and Orth. South. U. S. Proc. Ac. N. Sc. Phil. 1916.
Rostock, M., u. Kolbe, H., Die Netzflügler Deutschlands. Zwickau 1888.
Saussure, H. de, Mélanges orthopterol. Genève et Bâle 1863—78.
Schoch u. Ris, Neuropt. helvetica. Schaffhaus. 1885.
Scudder, S. H., Guide to the genera and classific. of the N. Am. Orthopt. Cambr. 1897. 87 S.
— Catal. of descr. Orth. of U. S. and Canada. Proc. Davenp. Ac. VIII. 1900.
— Alphabet. Index to the North-Amer. Orthoptera. Occas. Papers Bost. Soc. VI. 1901. 436 S.
Selys-Longchamps, Catal. rais. des Orth. et Névropt. de Belgique. Ann. Ent. Belg. XXXII. 1888.
Serville, A., Hist. nat. des Ins. Orthopt. Paris 1839. (Suites a Buffon.)
Stal, C., Recensio Orthopteror. Stockh. 1873—1875.
Tümpel, R., Die Geradflügler Mitteleuropas. Eisenach 1901.
Zacher, F., Die Geradflügler Deutschlands. Jena 1917.
Zetterstedt, J. W., Insecta Lapponica. Leipz. 1840.

Überordnung: Ephemeroidea (Handl.) m.

In diese Gruppe wären die carbonischen *Protephemeroidea* und die im jüngeren Palaeozoicum (Perm) beginnenden *Ephemerida* zu stellen.

Ordnung: Ephemerida Leach (Eintagsfliegen, Hafte).

Neuroptera L. 1758 pp., Synistata Fabr. 1775 pp., Alata, Gymnoptera, Elinguia Retz 1783 pp., Mandibulata, Dictyoptera Clairv. 1798 pp., Papilionaceae Latr. 1802 pp., Phryganides Latr. 1805 pp., Agnathes Cuvier 1805 pp., Odontota Latr. 1806 pp. Subulicornes Latr. 1807 pp., *Ephemerinae* Latr. 1810, *Ephemerides* Leach 1815, *Ephemerida* Leach 1817, Raphiocera Billb. 1820 pp., Astegoptera Billb. 1920 pp., *Ephemeraedes* Billb. 1820, Anelytra Latr. 1825 pp., Quadripennia Latr. 1825 pp., *Ephemerina* Burm. 1829, *Ephemerites* Newm. 1834, *Anisoptera* Steph. 1835, *Ephemeridae* Steph. 1835, Hemimetabola, Gymnognatha, Subulicornia Burm. 1839 pp., Orthoptera Erichs. 1839 pp., Dacnostomata Westw. 1839 pp., Biomorphotica Westw. 1840 pp., Gnathostomata, Dexioglossata, Phoryperognatha, Omalognatha

Spin. 1850 pp., Pseudo-Neuroptera Gerst. 1856 pp., Pseudoneuroptera Brauer 1857 pp., Orthoptera amphibiotica Gerst. 1863 pp., Heterometabola Pack. 1863 pp., Ctenoptera, Attennates, Dana 1864 pp., Masticantia, Tocoptera, Amphibiotica Haeckel 1866 pp., Phyloptera Pack. 1883 pp., *Agnatha* Mein. 1883, Schizothoraca Schoch 1884 pp., *Plectoptera* Pack. 1886, Neuroptera amphibiotica Sharp 1895 pp., Mordentia pp., Archiptera pp., Ephemeralia pp., *Ephemeroptera* Haeckel 1896, *Ephemeridi* Acl. 1897, Exopterygota Sharp. 1899 pp., Liopteros pp., Oxinatos pp., Braquistomios pp., *Efemeridos* Navas 1903, *Ephemeroptera* Shipley 1904, Heterothoraka Klap. 1904 pp., *Anisopteros* Navas 1905, *Archipterygota* Börn. 1909, Subulicornes Lamèere 1917 pp., Panplectoptera Crampt. 1919 pp., Panpalaeodictyoptera Crampt. 1920 pp.

Schlanke, im reifen Zustande durchswegs flugfähige zarthäutige Tiere von 1—6 cm Körperlänge.

Imago (Fig. 314, 315): Kopf mäßig groß, mit breiter Basis am Thorax befestigt, mit sehr geringer Beweglichkeit. Fühler unscheinbar, mit gegliederter Borste auf kurzen dicken Basalgliedern. Augen

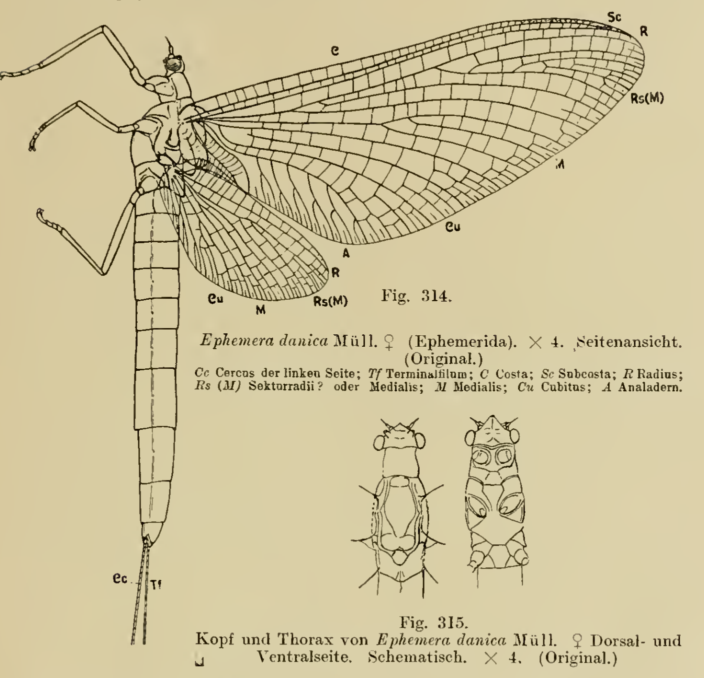


Fig. 314.

Ephemera danica Müll. ♀ (Ephemerida). × 4. Seitenansicht. (Original.)

Cc Cercus der linken Seite; *Tf* Terminalfilum; *C* Costa; *Sc* Subcosta; *R* Radius; *Rs (M)* Sektorradii? oder Medialis; *M* Medialis; *Cu* Cubitus; *A* Analadern.

Fig. 315.

Kopf und Thorax von *Ephemera danica* Müll. ♀ Dorsal- und Ventralseite. Schematisch. × 4. (Original.)

immer sehr gut entwickelt, 3 Stirnaugen und 2 große Facettaugen, welche im ♂ Geschlechte oft in zwei ungleiche Teile zerfallen, die verschieden funktionieren. Mundorgane auf kleine Lappen und Zäpfchen reduziert, funktionslos.

Prothorax ziemlich klein, Mesothorax groß, gewölbt, Metathorax kleiner, einem Abdominalsegmente ähnlich; alle drei nicht fest verwachsen. Beide Flügelpaare immer von gleicher Beschaffenheit, die

hinteren aber viel kleiner, manchmal völlig verschwunden. Das Geäder der Vorderflügel besteht aus der marginalen Costa, einer selten reduzierten einfachen Subcosta, einem einfachen Radius, dessen Sektor[1]) unmittelbar an der Basis entspringt und meistens mehrere Gabeläste schief gegen den Spitzenrand sendet. Die in der Regel eine normale Gabel bildende Medialis ist an der Basis meistens mit dem Sektor in Verbindung. Cubitus der Medialis ähnlich, ihre Äste länger. Meist 3 Analadern, von denen die 1. reicher verzweigt ist. Fast immer sind zahlreiche Queradern vorhanden und mehr oder weniger viele von den Längsaderästen als sog. Schalt- oder Zwischenraumadern entwickelt, die entweder aus Queradern zu entspringen scheinen oder ohne Anschluß sind. Die Hinterflügel haben ein mehr oder weniger reduziertes Geäder, nie ein faltbares Analfeld und sehr geringe Funktion. In der Ruhe werden die Flügel mit der Dorsalfläche aneinandergelegt und vertikal gestellt. Die Beine sind immer zart und selten gleich; meist die Vorderbeine (♂) stark verlängert, tasterartig vorgestreckt. Normal 5 Tarsenglieder, Reduktion auf 4 oder weniger sehr verbreitet.

Hinterleib schlank, fast homonom segmentiert. Tergite und Sternite fast gleich groß, durch eine Pleuralhaut verbunden, in der die Stigmen liegen. Hinter dem gut entwickelten Segment 10 sitzen auf dem reduzierten 11. immer 2 lange, dünne, vielgliedrige Cerci und in der Regel auch ein mehr oder weniger langer gegliederter unpaarer Endfaden (Terminalfilum). Im ♂ Geschlecht trägt der 9. Sternit ein Paar aus mehreren Gliedern bestehender zangenartiger Gonopoden, zwischen denen der geteilte, mit 2 Ausfuhröffnungen versehene Penis vorragt (Fig. 316). Im ♀ Geschlecht sind keine deutlichen äußeren Geschlechtsanhänge entwickelt, und die Genitalöffnung besteht in einer Spalte zwischen Segment 7 und 8. Das zarte Integument trägt weder Schuppen noch eine irgendwie hervorragende Behaarung oder Beborstung. Lebhafte Farben sind selten, meist nur gelbe, graue oder braune Zeichnungen primitiver Art. Das Nervensystem ist nie konzentriert und zeigt noch bis zu 11 postcephale Ganglienknoten. Tracheen gut entwickelt mit der normalen Zahl von 2 thorakalen und 8 abdominalen Stigmenpaaren. Herz lang gestreckt. Darm eigenartig modifiziert, als Gasballon dienend, mit durch Muskeln verengtem Schlund. Zahlreiche Malpighische Gefäße.

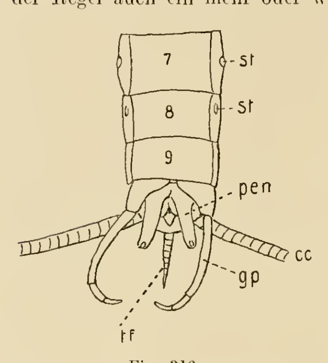


Fig. 316.
Palingenia longicauda Oliv. (Ephemerida). Ende des ♂ Hinterleibes, von der Unterseite gesehen. × 5. (Original.)
pen Penis; *7, 8, 9* Sternite der betr. Segmente; *st* Stigmen; *cc* Cerci; *gp* Gonopoden; *tf* Terminalfilum.

[1]) Nach neueren Untersuchungen von Comstock soll eine Kreuzung des Sector radii mit der Medialis in ähnlicher Weise eingetreten sein wie bei den Odonaten, so daß nur einer der von mir dem *Rs* zugerechneten Äste der eigentliche *Rs* wäre, während die anderen Äste alle der Medialis angehören. Die Comstockschen Abbildungen erscheinen mir jedoch in dieser Hinsicht nicht beweisend. Dagegen machen sie es wahrscheinlich, daß der *Rs* vollkommen reduziert ist. In diesem Falle würde alles, was ich als *Rs* u. *M* bezeichne, der letzteren Ader angehören.

Die Sexualorgane sind von sehr einfachem Bau, ihre Ausführungsgänge paarig; weder Bursa copol. noch Receptaculum, noch Vesicula semin., noch Uterus, noch Anhangsdrüsen sind vorhanden. Ovarien mit sehr großer Zahl von kleinen Tuben, die einseitig an einem Sack sitzen, der als Calyx funktioniert und in den Ovidukt ausläuft. Hoden lange Säcke, die in die Vasa deferentia auslaufen.

Meist werden die Eier haufenweise ausgestoßen, ausnahmsweise auch lebende Junge geboren. Die Larven sind verschieden gebaut, haben aber immer gut entwickelte vielgliedrige Fühler, Lateral- und Stirnaugen, kräftige, aus bewehrten Mandibeln, aus mit mehrgliedrigen Tastern versehenen 1. und 2. Maxillen und einer sog. Zunge bestehende Mundteile, 6 gut funktionierende, mit einem Tarsenglied und Klaue versehene Beine, verschieden geformte, auf Extremitäten zurückführbare Kiemenanhänge auf mehreren Segmenten, die immer auf die Dorsalseite hinaufgelagert sind, und immer gegliederte, mehr oder weniger lange Cerci und Terminalfilum, welches so wie die Tracheenkiemen oft im ersten Stadium noch fehlt. Die Flügel entwickeln sich allmählich im Laufe mehrerer Häutungen. Kein Ruhestadium, dagegen eine sog. Subimago, d. i. ein bereits flugfähiges kurzlebiges, aber noch nicht zeugungsfähiges Präimaginalstadium.

Die Imagines sind sehr kurzlebig und nehmen keine Nahrung auf. Sie fliegen teils bei Tag, teils in der Dunkelheit eigentümlich tanzend und treten oft in enormen Massen auf. Die Larven leben lang und sind teils Räuber, teils Pflanzenfresser. Manche graben im Schlamm, andere halten sich an Steinen in fließenden Wässern auf. Ökonomisch spielen die „Eintagsfliegen" eine Rolle als Schweine- od. Fischfutter und Dünger.

Man kennt heute etwa 530 Arten, die sich auf 87 Gattungen verteilen. Auf die Hauptregionen verteilt, sind palaearktisch 190, nearktisch 150, neotropisch 65, afrikanisch 30 und indoaustralisch 90. Man findet die Tiere in den warmen, gemäßigten und kalten Gebieten, doch scheinen sie die gemäßigten und die Gebirgsländer vorzuziehen.

Ich halte es nicht für angezeigt, in dieser so auffallend homogenen Ordnung mehrere Familien, geschweige denn Unterordnungen zu unterscheiden. Dagegen läßt sich eine Reihe untergeordneter Gruppen (Unterfamilien bzw. Tribus) trennen, deren phylogenetischer Zusammenhang noch speziell zu erforschen wäre. Die ursprünglichsten Formen sind jedenfalls jene, bei denen die Hinterflügel noch gut entwickelt, ein Terminalfilum und 5 Fußglieder erhalten sind und deren Larven freie Kiemen und schlanke Beine haben. Keine lebende Gruppe vereinigt alle diese Charaktere, und man kann daher keine zum Ausgangspunkt eines Stammbaumes wählen.

Familie: Ephemeridae Stephens 1835.

Unterfamilien und Tribus.

1. Zahl der Längsadern des Vorderflügels auf 7 oder noch weniger reduziert; keine Schaltadern; Queradern auf den Radial- und Medialraum beschränkt. Hinterflügel vorhanden. Subcosta der Vorderflügel atrophiert. . . . . *Oligoneuriinae.*
   — — — — — weit größer; meist Schaltadern und Queradern auch in den hinteren Aderräumen. Hinterflügel manchmal fehlend. Subcosta der Vorderflügel meist deutlich. . . . . . . 2.
2. Hinterast der *M* des Vorderflügels als Schaltader entwickelt. Endfaden reduziert. ♂ Augen geteilt. *Cu* und A_1 an der Basis

nicht verbunden, ein Stück weit fast parallel. Hinterflügel klein, mit wenigen Adern, oder fehlend. Flügel durchsichtig, klar. Hintertarsen 4gliedrig. . . . . *Baëtidinae.*

— — — — — als normaler Gabelast erhalten. . . . . . . 3.

3. A_1—A_3 des Vorderflügels lang und fast parallel in den Spitzenrand laufend. *Cu* und A_1 an der Basis parallel. Hinterflügel ziemlich groß, mit vielen Adern. Hintertarsen 5gliedrig. Mesonotum groß. *Baetiscinae.*

A_2 und A_3 kurz, von A_1 divergierend und in den Hinterrand mündend; auch sonst verschieden. . . . . 4.

4. Hinterflügel verschwunden. Vorderflügel am Rande bewimpert, meist mit geringer Zahl von Queradern, getrübt. Terminalfilum vorhanden. Hintertarsen 4gliedrig. . . . . *Caenidinae.*

— vorhanden, wenn auch oft sehr klein. Vorderflügel in der Regel ohne Wimpern, klar oder getrübt. . . . . 5.

5. Vorder- und Hinterflügel mit zahlreichen Längsadern. Subcosta deutlich. ? Queradern nicht deutlich. Rand bewimpert. ? Subimago von . . . . *Prosopistomatinae.*

— — — auch mit vielen deutlichen Queradern, nicht am Rande bewimpert. Imagines. 6.

6. *Cu* und A_1 der Vorderflügel ein Stück weit fast parallel, meist an der Basis nicht verbunden. Subcosta immer deutlich. Flügel schlank. Hintertarsen mit 5, 4 oder weniger Gliedern. . . 7.

— — — — — an der Basis verbunden, dann sofort stark divergent. Subcosta manchmal verborgen oder reduziert. Flügel mehr breit dreieckig. Hintertarsen 4gliedrig. . . . *Ephemerinae.* 8.

7. Hintertarsen mit höchstens 4 Gliedern. Terminalfilum fehlend oder vorhanden. Hinterflügel ziemlich klein. *Leptophlebiinae.* 11.

— mit 5 Gliedern. Terminalfilum reduziert. Hinterflügel größer, mit reicherem Geäder. . . . . *Siphlurinae.* 12.

8. Flügel matt, nur durchscheinend. . . . . 9.

— glänzend, durchsichtig. . . . . 10.

9. Subcosta der Vorderflügel verborgen, nur an der Basis deutlich. Längsadern des Vorderflügels paarig gruppiert. Basalglied der ♂ Gonopoden lang. ♂ ♀ ohne langes Terminalfilum. *Palingeniini.*

— — — durchaus deutlich sichtbar. Längsadern nicht paarig gruppiert. ♀ mit, ♂ ohne Terminalfilum. . . . . *Polymitarcini.*

10. A_1 der Vorderflügel sendet mehrere Äste schief zum Hinterrande. Gonopoden ♂ mit kurzem Basalglied. . . . . *Ephemerini.*

— — — — nur wenige (2) Äste zum Hinterrande. Gonopoden ♂ ohne kurzes Basalglied. . . . . *Potamamanthini.*

11. Zwischen Cu_2 und A_1 längere Schaltadern. Gonopoden nur mit einem kurzen Endgliede. . . . . *Ephemerellini.*

— — — — keine oder nur ganz kurze Schaltadern. Gonopoden mit 2 kurzen Gliedern. . . . . *Leptophlebiini.*

12. A_1 des Vorderflügels mit mehreren S-förmigen, zum Hinterrande laufenden Ästen. . . . . *Siphlurini.*

— — — ohne S-förmige Äste, nur mit 2—4 geraden, unverbundenen Schaltadern. . . . . 13.

13. Analraum 1 mit 2 Paar langen Schaltadern; das längere Paar nahe der 2. Analader gelegen. . . . . *Ecdyurini.*

— — — 1 Paar langer Schaltadern, höchstens noch mit einem 2. undeutlichen kurzen Paare nahe der A_2. . . *Ametropodini.*




Z. P. METCALF



